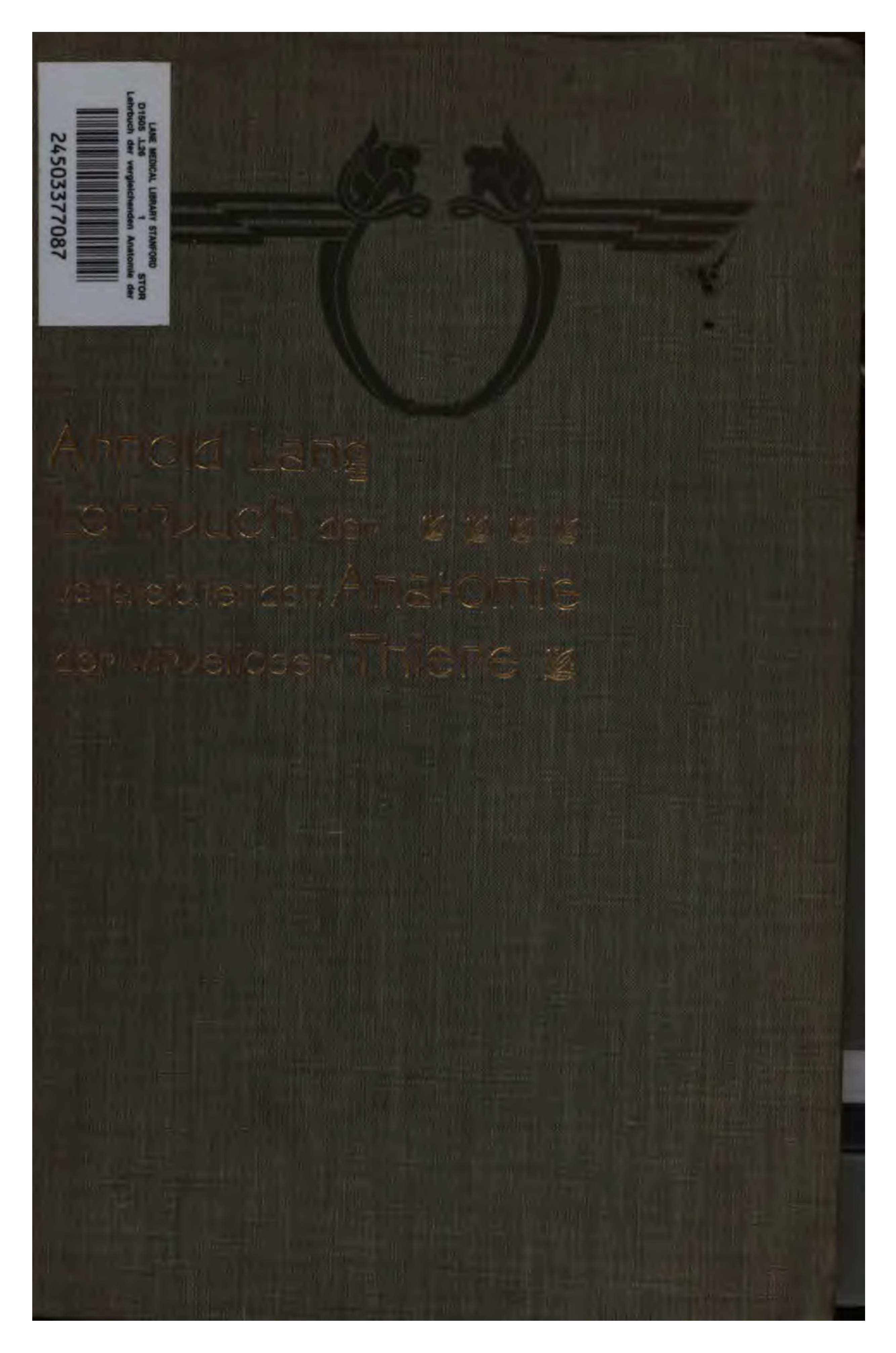
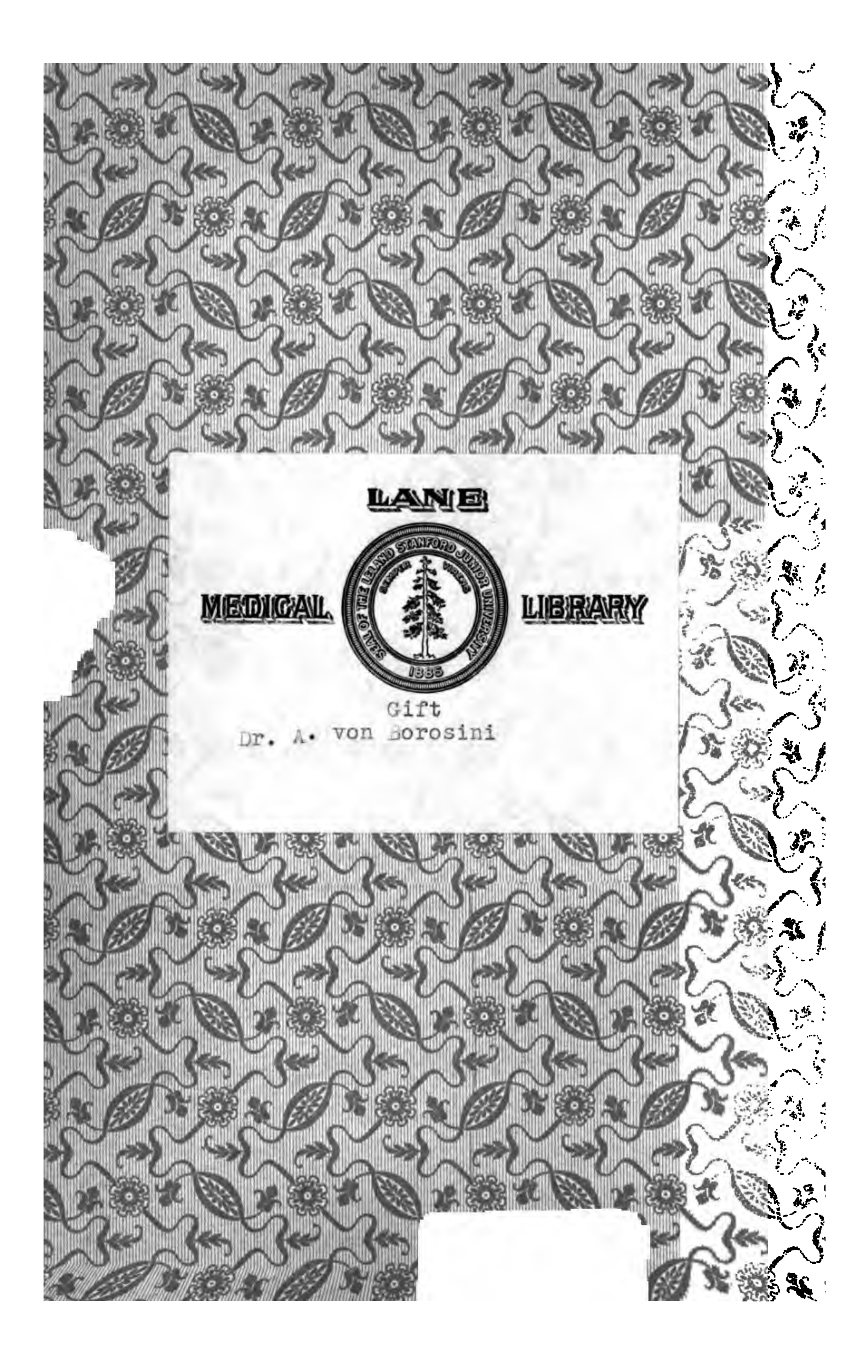

LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
D1505 .L26 1 STOR
Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der
24503377087
Arnold Lang
Lehrbuch der
vergleichenden Anatomie
der wirbellosen Thiere







# LEHRBUCH

DER

# VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

## WIRBELLOSEN THIERE

VON

**ARNOLD LANG,**

O. PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT UND AM EIDGENÖSSISCHEN POLYTECHNIKUM IN ZÜRICH.

ZWEITE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

ERSTE LIEFERUNG: **MOLLUSCA**

BEARBEITET VON

**DR. KARL HESCHELER,**

ASSISTENT UND PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.

MIT 410 ABBILDUNGEN.




JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1900.

# Vorwort zur ersten Lieferung.

Mit der vorliegenden Lieferung beginnt die durch äussere Umstände stark verzögerte Veröffentlichung der zweiten Auflage meines Lehrbuches. Die Lieferung enthält die „Mollusca". Der Leser, welcher diese zweite Auflage der „Mollusca" mit der ersten vergleicht, wird sich von der grossen Sorgfalt und Einsicht leicht überzeugen, mit der sie von meinem Mitarbeiter Herrn Dr. K. HESCHELER bearbeitet worden ist.

In der neuen Auflage des Lehrbuches soll das Gesammtgebiet der wirbellosen Thiere annähernd ebenso eingehend behandelt werden, wie in der alten die Abtheilungen „Mollusca" und „Echinodermata". Zu diesem Behufe müssen die ersten Kapitel bis zu den Arthropoden vollständig neu redigirt, die die Arthropoden betreffenden Theile aber ganz wesentlich umgearbeitet werden.

Die Lieferungen, in denen das Werk erscheint, bilden ebenso viele selbständige Abtheilungen, welche abgegrenzte Wissensgebiete umfassen.

Wenn vollendet, wird das Lehrbuch aus drei Bänden von je 800—1000 Seiten bestehen, auf welche der Stoff in folgender Weise vertheilt sein wird:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| I. Band. | 1. | Lieferung | Protozoa | |
| | 2. | „ | Einleitung zu den Metazoa | |
| | 3. | „ | Zoophyta | |
| | 4. | „ | Platodes | |
| II. Band. | 1. | „ | Vermes | Annulata |
| | 2. | „ | Branchiata | |
| | 3. | „ | Tracheata | |
| III. Band. | 1. | „ | Mollusca | |
| | 2. | „ | Echinodermata. Enteropneusta. | |

Auf die vorliegende Lieferung „Mollusca" wird in wenigen Wochen die von mir vollständig neu bearbeitete Lieferung „Protozoa" folgen. Daran werden sich, im Verlaufe von etwa 4 Jahren, die übrigen von mir bearbeiteten Lieferungen des ersten Bandes in ununterbrochener Reihenfolge anschliessen. Gleichzeitig wird mit der Herausgabe des zweiten Bandes begonnen werden. Herr Dr. HESCHELER hat die Bearbeitung der ersten Lieferung dieses Bandes, welche die Würmer enthalten soll, übernommen.

Auch bei der neuen Auflage wird von einer historischen Darstellung durchaus abstrahirt.

Die Aufgabe des Lehrbuches ist, den Leser mitten in den modernen Stand der morphologischen Forschung einzuführen.

Um das Auffinden der einschlägigen Litteratur zu erleichtern, werden erstens die den einzelnen Kapiteln beigegebenen Litteraturverzeichnisse, besonders was die moderne Litteratur anbetrifft, ausführlicher gestaltet. Zweitens wird den Erklärungen der zahlreichen Figuren nicht nur der Name des Autors, sondern auch die Jahreszahl des Erscheinens der betreffenden Abhandlung beigefügt. Drittens werden im Text öfter die Namen der modernen Autoren genannt, die zuletzt auf dem betreffenden Gebiete wichtigere Arbeiten veröffentlicht haben, mit Angabe der Jahreszahl der Abhandlung, deren ausführlichen Titel und Ort des Erscheinens der Leser immer in den den einzelnen Kapiteln beigefügten Litteraturverzeichnissen findet. Da sich in den Abhandlungen fast immer Litteraturverzeichnisse und historische Ueberblicke finden, so wird es dem Leser leicht werden, sich über die Litteratur auf dem betreffenden Gebiete zu orientiren. In der vorliegenden Lieferung ist die Litteratur bis zum 1. Januar 1900 berücksichtigt.

Auch bei der neuen Auflage wird grosses Gewicht auf die sorgfältige Reproduction zahlreicher, moderner, instructiver Abbildungen gelegt. Vielfach werden neue, hauptsächlich schematische, Originalfiguren beigefügt.

Jeder Lieferung wird ein Inhaltsverzeichniss, ein ausführlicher Index und ein Verzeichniss der Figuren beigegeben, was die Benutzung wesentlich erleichtern wird.

Am Schlusse folgt ein Generalregister.

Directoren und Assistenten von zoologischen Laboratorien werden vielleicht die Neuerung begrüssen, dass am Schlusse der Bearbeitung einer jeden grösseren Abtheilung auf alle Angaben im Text und alle Figuren verwiesen wird, die sich auf solche Thiertypen beziehen, welche bei praktischen Kursen mit Vorliebe Verwendung finden. So wird beispielsweise am Schlusse der „Mollusca" auf alle Angaben und Figuren verwiesen, welche Chiton, Helix, Unio oder Anodonta und Sepia betreffen.

Bei der Redaction des Textes ist übrigens auf solche Formen noch besondere Rücksicht genommen.

Sofern es uns, meinem Mitarbeiter und mir, vergönnt sein wird, unsere schwierige und zeitraubende Aufgabe glücklich zu Ende zu führen, so wird dem grösseren Werke ein kürzerer Leitfaden für Studirende auf dem Fusse folgen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Verleger, Herrn Dr. Gustav Fischer, wiederum für das warme Interesse, das er dem Werke stetsfort entgegenbringt, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Zürich, den 1. October 1900.

**Arnold Lang.**

# Inhaltsverzeichniss.

**Mollusca, Weichthiere.**

# I. KAPITEL.

## Mollusca. Weichthiere.

Von Haus aus bilateral-symmetrische Thiere mit ungegliedertem Körper. Die Bauchwand ist musculös verdickt und bildet den zur Locomotion dienenden Fuss, der die verschiedensten Formen annehmen kann. Eine Duplicatur der Leibeswand bildet eine am Körper herunterhängende Ringfalte, den Mantel, welcher die Mantelhöhle bedeckt. Die Mantelhöhle ist ursprünglich hinten am tiefsten und geräumigsten und beherbergt hier zu Seiten des medianen Afters symmetrisch gruppirt die beiden Kiemen, die beiden Nierenöffnungen und die Geschlechtsöffnungen. Der meist zu einem Eingeweidesack auswachsende Rücken ist bis zum Mantelrande von einer schützenden Schale bedeckt. Der Mund liegt am Vorderende des Körpers und führt in den meist mit Kiefern und einer Reibplatte (Radula) bewaffneten Pharynx. Mitteldarm mit einer voluminösen Verdauungsdrüse (Leber). Secundäre (eigenwandige) Leibeshöhle reducirt, jedoch immer als Pericard erhalten. Blutgefässsystem offen, meist grossentheils lacunär. Herz dorsal, ursprünglich mit 2 symmetrischen Vorhöfen, arteriell. Nephridien ursprünglich paarig, stehen mit dem Pericard in offener Communication. Das Centralnervensystem besteht aus den paarigen Cerebral-, Pleural-, Pedal- und Visceralganglien. Getrenntgeschlechtliche oder hermaphroditische Thiere. Gonade meist unpaar mit paarigen oder unpaaren Leitungswegen. In der Entwickelung entsteht aus der Gastrula eine modifizirte Trochophora, die für die Mollusken charakteristische Veligerlarve.

Diese kurze und allgemeine Charakteristik des Molluskenkörpers müsste für jede einzelne Klasse modifizirt werden. In jeder Klasse giebt es Formenreihen, die in diesem oder jenem wichtigen Punkte der Organisation oder in mehreren Punkten zugleich abweichen. Die Schale kann verloren gehen, ebenso der Mantel. Von den beiden Kiemen kann die eine und schliesslich auch die andere verschwinden. Neue, morphologisch

differente Kiemen oder Luftathmungsorgane können auftreten. Der Eingeweidesack kann verstreichen, der Fuss rudimentär werden und ganz verschwinden. Die Mundbewaffnung kann fehlen. Der Complex der Mantelorgane kann sich nach vorn verlagern und eine weitgehende Asymmetrie fast sämmtlicher Organe hervorrufen etc. Aber nie verwischen sich alle Molluskencharaktere derart, dass nicht die Zugehörigkeit einer Thierart zu den Mollusken in doppelter Weise nachgewiesen werden könnte, 1) vergleichend-anatomisch und systematisch durch Uebergangsreihen, die zum wohlausgeprägten Molluskentypus führen, 2) ontogenetisch.

Die Mollusken werden in folgende 5 Klassen eingetheilt: 1) Amphineura, 2) Gastropoda, 3) Scaphopoda, 4) Lamellibranchia, 5) Cephalopoda.

## Systematische Uebersicht.

### I. Klasse. **Amphineura.**

Bilateral-symmetrische Mollusken. Das Nervensystem weist 2 seitliche und 2 ventrale durch zahlreiche Commissuren verbundene, in ganzer Ausdehnung mit Ganglienzellen besetzte Nervenstränge auf, welche vorn in das Cerebralganglion einmünden. Spezielle Sinnesorgane reducirt. Meeresbewohner.

#### I. Ordnung. Placophora sive Chitonidae.

Auf der Rückenseite 8 hintereinander liegende, dachziegelförmig übereinander greifende Schalenstücke. Gesonderte Schnauze. Zahlreiche Kiemen jederseits in einer Längsreihe in der Furche zwischen Fuss und Mantelzone. Fuss (mit Ausnahme von Chitonellus) stark entwickelt, mit grosser flacher Kriech- oder Haftsohle. Paarige Geschlechtsgänge und paarige Nephridien. Getrenntgeschlechtlich. Herz mit 2 Vorhöfen. Radula (3 + 1), (2 + 1), (1 + 1 + 1), (1 + 2), (1 + 3).



Fig. 1. **Chiton**, Habitusbild, nach PRÊTRE (in: Voyage de l'Astrolabe).

Werden in mehrere Familien eingetheilt. Einzelne Genera: Chiton (Fig. 1), Cryptochiton (Schalenstücke vom Mantel bedeckt [Fig. 65]), Chitonellus (= Cryptoplax).

#### II. Ordnung. Aplacophora sive Solenogastres.

Körper annähernd cylindrisch, meist wurmförmig. Keine Schalen. Der stark verdickten Cuticula sind Kalknadeln eingebettet. Fuss rudimentär, Mantelhöhle reducirt auf eine Furche zu beiden Seiten des rudimentären, leistenförmigen Fusses und auf eine Höhle (Kloake) am hinteren Körperende, in welche Darm und

Nephridien münden, und in welcher die rudimentären Kiemen liegen, wenn solche vorhanden sind. Als Ausführungsgänge der Geschlechtsproducte fungiren die Nephridien.

1. Familie. Neomeniidae.

Fuss eine Längsleiste, die sich im Grunde einer medio-ventralen Längsfurche erhebt. Hermaphroditen. Proneomenia (Fig. 2), Neomenia, Lepidomenia, Dondersia.

2. Familie. Chaetodermatidae.

Fuss und Fussfurche gänzlich verkümmert, Geschlechter getrennt. Chaetoderma.

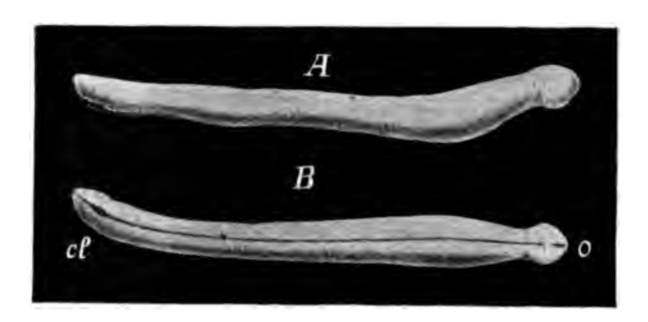



Fig. 2. **Proneomenia Sluiteri (P. Langi)**, Original, ³/₂ Grösse. *A* von der rechten Seite, *B* von unten. *o* Mund, *cl* Kloake.

## II. Klasse. **Gastropoda (Cephalophora). Schnecken.**

Körper asymmetrisch. Tentakel- und augentragender Kopf vom Körper meist gesondert. Fuss wohl entwickelt, meist mit flacher Kriechsohle. Der bruchsackartig hervortretende, grosse Eingeweidesack kann in allen Gruppen secundär wieder verstreichen. Er ist von einer aus einem einzigen Stück bestehenden Schale (Gehäuse) bedeckt, in welche sich das Thier zurückziehen kann. Doch kommt — meist im Zusammenhang mit dem Verstreichen des Eingeweidesackes — in allen Abtheilungen (doch bei den Prosobranchiern nur ganz ausnahmsweise) Rudimentation der Schale vor, die zum völligen Schwunde derselben führen kann.

Mantelcomplex auf der rechten (selten linken) Seite oder dieser entlang ganz nach vorn verschoben. Eingeweidesack und Schale spiralig aufgewunden.

Die Asymmetrie prägt sich überall, mit alleiniger Ausnahme der niedersten Prosobranchier, in dem Schwunde der einen Kieme, der einen Niere, des einen Vorhofes des Herzens, sowie in der Lage der Geschlechtsöffnung auf der rechten (selten linken) Seite des Körpers aus.

Radula vorhanden, nur in seltenen Fällen verkümmert oder fehlend.

### I. Unterklasse. **Streptoneura.**

Merkmale dieselben wie für die

### I. Ordnung. Prosobranchia. Vorderkiemer.

Die Pleurovisceralconnective gekreuzt. Mantelcomplex an die Vorderseite des Eingeweidesackes verlagert. Bei den meisten Formen nur eine

Kieme, diese vor dem Herzen, und am Herzen der Vorhof vor der Kammer. Getrenntgeschlechtliche Thiere, die vorwiegend im Meere leben. Fuss meist mit Deckel zum Verschluss der Schale. Eine Schale fehlt nur bei Titiscania (einer Neritaceengattung) und bei Pterotrachea unter den Heteropoden.

1. Unterordnung. Diotocardia (Aspidobranchia).

Herz mit 2 Vorhöfen (excl. Docoglossa und einige Azygobranchia). 2 Nieren. Anstatt der Pedalganglien der übrigen Gastropoden 2 durch zahlreiche Quercommissuren verbundene gangliöse Längsnervenstränge im Fuss. Kiemen zweizeilig gefiedert, mit der Spitze frei vorragend. Meist Epipodium wohl entwickelt: ein Kranz von zahlreichen oder weniger zahlreichen Tentakeln um die Fussbasis. Kein Rüssel, kein Sipho, gewöhnlich kein Penis.

a) Rhipidoglossa. Herz vom Rectum durchbohrt (ausg. Helicinidae), Nervensystem dialyneur. Gewöhnlich mit Epipodium.

α) Zygobranchia. 2 Kiemen, beide Vorhöfe gut ausgebildet. Schale mit marginalem Schalenschlitz, oder mit apicalem Loch, oder von einer Reihe von Löchern durchbohrt. Meist ohne Deckel. Marine Formen. Fam. Pleurotomariidae (Pleurotomaria, Scissurella, Polytremaria), Bellerophontidae (ausschliesslich fossil), Fissurellidae (Fissurella [Fig. 3], Radula ∞ 1. (4. 1. 4) 1. ∞, mit secundär symmetrischer Schale, Emarginula, Puncturella = Cemoria, Scutum = Parmophorus), Haliotidae (Haliotis, Rad. ∞ 1. (5. 1. 5.) 1. ∞).

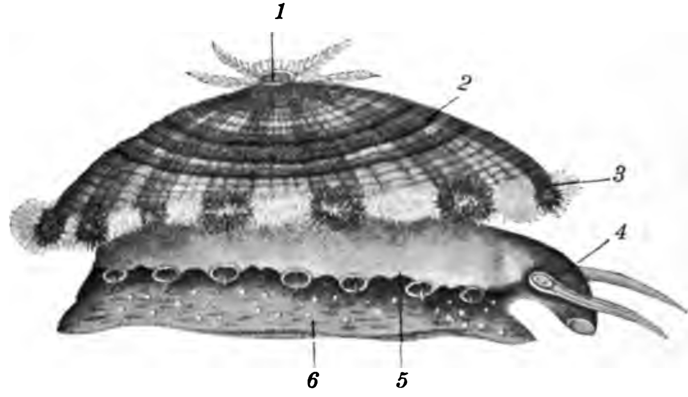



Fig. 3. **Fissurella maxima**, nach BRONN, Thierreich. *1* obere Schalenöffnung, *2* Schale, *3* Fransen des Mantelrandes, *4* Kopf, *5* Epipodium, *6* Fuss.

β) Azygobranchia. Eine Kieme, die linke der Zygobranchier. Rechter Vorhof blind geschlossen, bei den Helicinidae fehlend. Fam. Trochidae (Fig. 4), Stomatellidae, Delphinulidae, Turbinidae, Rad. ∞ 0. (5. 1. 5.) 0. ∞, Neritopsidae, Rad. ∞ 1. (2. 0. 2.) 1. ∞, marin, Neritidae (Nerita, marin, können an der Küste in der Luft leben, Neritina im süssen Wasser), Titiscaniidae (ohne Schale). Die Hydrocoenidae, Rad. ∞ 1. (1. 1. 1.) 1. ∞, und Helicinidae, ∞ 1. (4. 1. 4.) 1. ∞, sind kiemenlos und besitzen eine derjenigen der Pulmonaten ähnliche Lunge. Die Helicinidae sind Landthiere.

b) Docoglossa. Herz mit einem Vorhof, nicht vom Rectum durchbohrt. Nervensystem nicht dialyneur. Linke Niere auf die rechte Seite des Pericards gerückt. Epipodium fehlt. Eingeweidesack und Schale secundär symmetrisch, letztere meist napfförmig. Operculum fehlt. Marin.

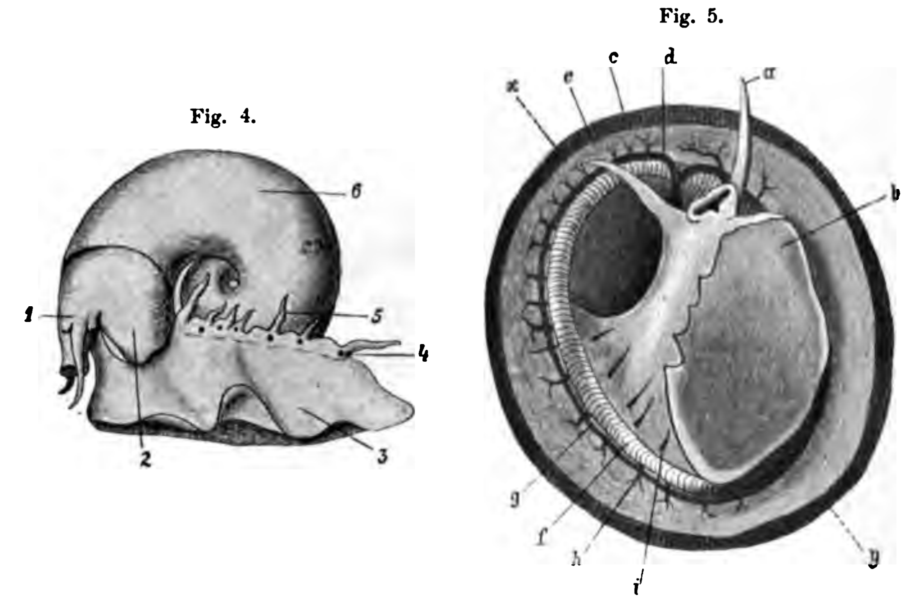



Fig. 4. **Margarita groenlandica (Trochide)**, nach PELSENEER, Epipod. 1891. *1* Kopf, *2* vorderer Epipodiallappen, *3* Fuss, *4* pigmentirte Höcker an der Basis der Epipodialtentakel *5*, *6* Eingeweidesack.

Fig. 5. **Patella vulgata**, von der Unterseite, nach LANKESTER, Encycl. brit. *a* Tentakel, *d* abführendes Kiemengefäss, *c* freier Schalenrand, *e* freier Mantelrand, *x*—*y* Medianlinie, *g* abführendes Kiemengefäss, *f* Kiemenlamellen, *h* eines der zuführenden Gefässe, *i* Zwischenräume zwischen Schalenmuskel, *b* Fuss.

1. Linke ächte Kieme (Ctenidium) vorhanden, Monobranchia. Acmaeidae, Rad. 1. 2. (1. 0. 1.) 2. 1, mit zahlreichen accessorischen Kiemen in der Mantelfurche: Scurria; ohne solche Kiemen: Acmaea (Tectura).
2. Aechte Kiemen (Ctenidien) fehlen ganz, accessorische Kiemen in der Mantelfurche in grosser Zahl vorhanden, Cyclobranchia. Patellidae (Fig. 5), Rad. 3. 1. (2. 0. 2.) 1. 3.
3. Weder Ctenidien noch accessorische Kiemen vorhanden. Lepetidae, Rad. 2. 0. 1. 0. 2.

2. Unterordnung. Monotocardia (Pectinibranchia).

Herz mit einem Vorhof. Eine einzige ächte Kieme, welche einzeilig gefiedert ist und deren Spitze nicht frei vorragt (excl. Valvata). Pedalstränge bilden die seltene Ausnahme, Pedalganglien die Regel. Nur eine Niere. Sipho und Penis sind meist vorhanden. Epipodium schwach entwickelt oder fehlend. Sehr formenreiche Abtheilung vorwiegend mariner Schnecken.

a) Architaenioglossa. Pedalstränge. Bei Cypraea (und anderen Formen?) besteht noch ein Rudiment des rechten Vorhofes.

Fam. Cypraeidae, Rad. 3. 1. 1. 1. 3, Paludinidae (Süsswasser), Cyclophoridae (Landbewohner, lungenathmend).

b) Taenioglossa. Typische Radula 2. 1. 1. 1. 2. Semiproboscidifera. Fam. Naticidae (Fig. 170), Lamellariidae. Rostrifera.

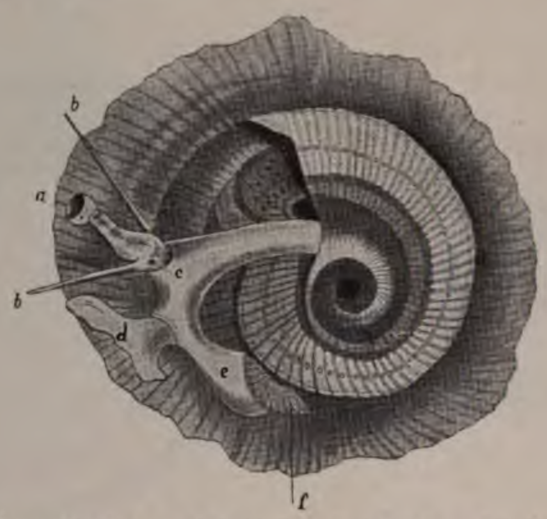



Fig. 6. **Phorus exutus,** nach LANKESTER, Encycl. brit. *a* Rüsselförmige Schnauze, *b* Tentakel, *c* Auge, *d* Fuss, *e* Metapodium mit Deckel *f*.

Fam. Valvatidae (Süsswasser), Ampullariidae (Süsswasser), Littorinidae (zum Theil amphibisch oder auf dem Lande lebend), Cyclostomatidae (Landbewohner), Planaxidae, Hydrobiidae (Süsswasser), Aciculidae (Landbewohner), Truncatellidae (zum Theil Landbewohner), Hipponycidae, Capulidae (hieher auch Thyca, parasitisch), Calyptraeidae, Pseudomelaniidae, Melaniidae, Cerithiidae, Vermetidae, Turritellidae, Xenophoridae (Fig. 6), Struthiolariidae, Chenopidae, Strombidae (Fig. 7).




Fig. 7. **Rostellaria rectirostris,** nach OWEN. *a* Schnauze, *b* Tentakel, *c* gestielte Augen, *d* Fuss, *e* Metapodium mit Deckel *f*, *h* Schnabel (Sipho).

**Proboscidifera holostomata.** Fam. Scalariidae, Rad. n, 0, n, Solariidae, Rad. n, 0, n, Pyramidellidae, Rad. 0, Eulimidae, Rad. 0,

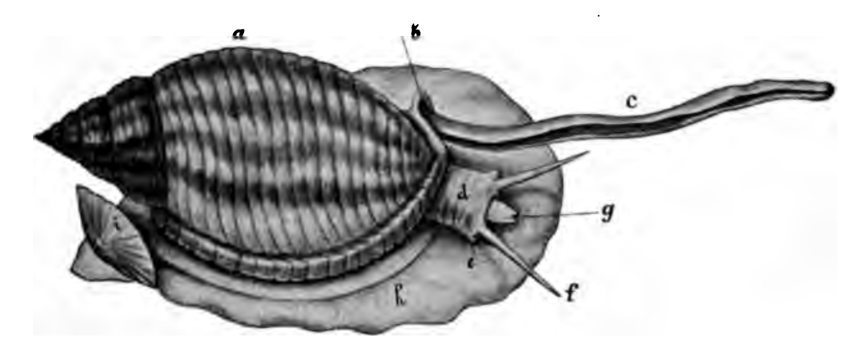



Fig. 8. **Cassis sulcosa**, nach POLI. *a* Schale, *b* Schnabel, *c* Sipho, *d* Kopf, *e* Auge, *f* Tentakel, *g* Rüssel, *h* Fuss, *i* Deckel.

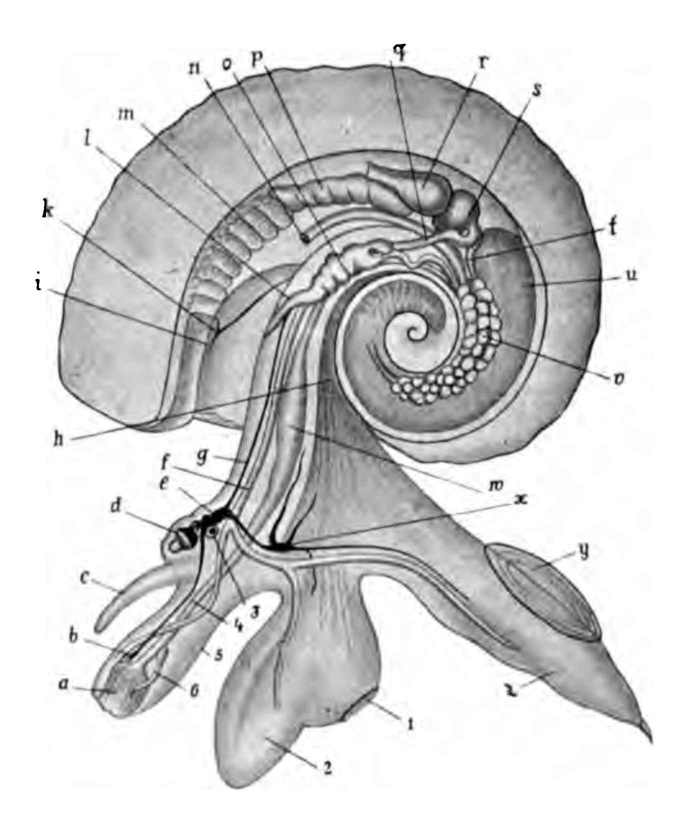



Fig. 9. **Atlanta Peronii**, nach GEGENBAUR, 1855. *a* Pharynx, *b* Buccalganglion, *c* Tentakel, *d* Auge, *e* Cerebralganglion, *f* Aorta cephalica, *g* Pleurovisceralconnectiv, *h* Spindelmuskel, *i*, *k* Osphradium, *l* Vagina, *m* Ctenidium, *n* Anus, *o* Uterus, *p* Nephridium, *q* Aorta cephalica, *r* Vorhof, *s* Herzkammer, *t* Aorta visceralis, *u* Verdauungsdrüse (Leber), *v* Ovarium, *w* Magen, *x* Pedalganglion, *y* Operculum, *z* Metapodium, *1* Saugnapf des Flossenfusses (= rudimentäre Kriechsohle), *2* Fuss, *3* Gehörorgan, *4* Oesophagus, *5* Schnauze, *6* Speicheldrüse.

(Eulima, Mucronalia, parasitisch, Stilifer, parasitisch). Proboscidifera siphonostomata. Fam. Colombellinidae, Tritonidae, Cassididae (Fig. 8), Doliidae. Ianthinidae (Fig. 175), Rad. n, 0, n. Heteropoda (pelagische Taenioglossa mit zu einer senkrechten Ruderflosse umgewandeltem Fusse). Fam. Atlantidae (Fig. 9), Carinariidae, Pterotracheidae (Fig. 10).

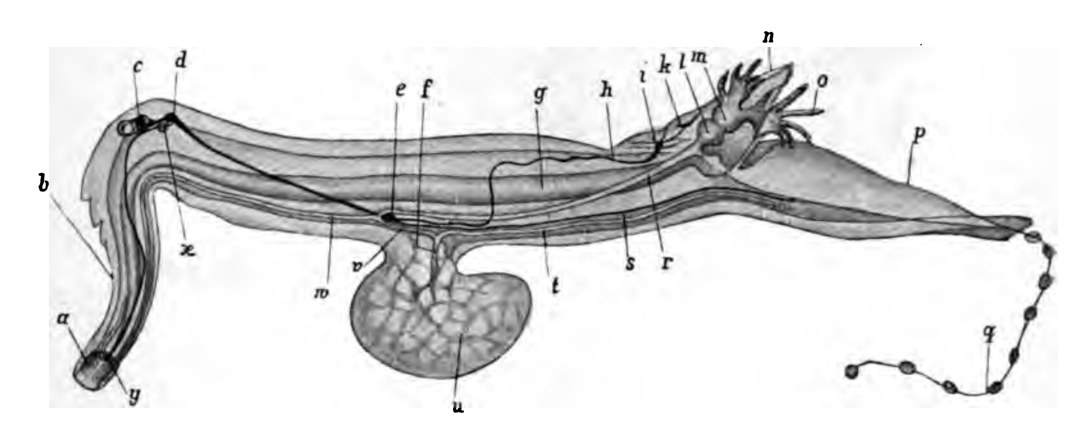



Fig. 10. **Pterotrachea (Firola) coronata**, nach LEUCKART, Wandtafeln. *a* Pharynx, *b* rüsselförmige Schnauze, *c* Auge, *d* Cerebralganglion, *e* Pedalganglion, *f* Pedalarterie, *g* Darm, *h* Pleurovisceralconnectiv, *i* Parietovisceralganglion, *k* Osphradium, *l* Herzkammer, *m* Vorhof, *n* After, *o* Ctenidium, *p* Metapodium, *q* Anhang, *r* Aorta cephalica, *s* Nerv zum Metapodium verlaufend, *t* Arterie, *u*, *v* gemeinsame Fussarterie, *w* Kopfarterie, *x* Gehörorgan, *y* Buccalganglion.

Neuerdings werden die Taenioglossa (Neotaenioglossa) auch eingetheilt in Brevicommissurata (mit kurzen Cerebropedal- und Cerebropleuralconnectiven) und Longicommissurata (mit weniger concentrirtem Nervensystem). Zu den Longicommissuraten gehören die Strombiden und ihre nächsten Verwandten, sowie die Proboscidifera siphonostomata, vermuthlich auch die Ianthinidae und die Heteropoden. Alle übrigen Taenioglossen sind Brevicommissurata.

c) Stenoglossa. Normale Rad. 1. 1. 1. Rhachiglossa. Fam. Turbinellidae, Fusidae, Mitridae, Buccinidae, Muricidae, Purpuridae, Haliidae, Coralliophilidae, Cancellariidae, Volutidae, Olividae, Marginellidae, Harpidae. Toxiglossa. Fam. Pleurotomidae, Terebridae, Conidae.

### II. Unterklasse. **Euthyneura.**

Pleurovisceralconnective, ausgenommen bei einigen ursprünglichen Formen (Actaeon, Chilina), ungekreuzt. Hermaphroditen.

### II. Ordnung. Opisthobranchia. Hinterkiemer.

Ein Vorhof des Herzens und dieser fast immer hinter der Kammer. Schale vorhanden oder (häufiger) fehlend. Deckel fast immer fehlend. Athmen durch ächte Ctenidien, oder durch adaptive Kiemen, oder durch die Haut. Der Eingeweidesack sehr häufig verstrichen. Hermaphroditen mit Zwitterdrüse. Meeresbewohner.

1. Unterordnung. Tectibranchia.

Pallialcomplex auf der rechten Körperseite von der auf dieser Seite entwickelten Mantelfalte mehr oder weniger bedeckt. Immer hat sich in der Mantelhöhle eine (die ursprünglich rechte) ächte Kieme erhalten, welche vom Mantel oft nur sehr unvollständig bedeckt ist. Eingeweidesack mit Tendenz zum Verstreichen. Schale immer vorhanden, aber mit Tendenz zur Rudimentation. Meist mit Parapodien und die Schale bedeckenden Mantellappen.

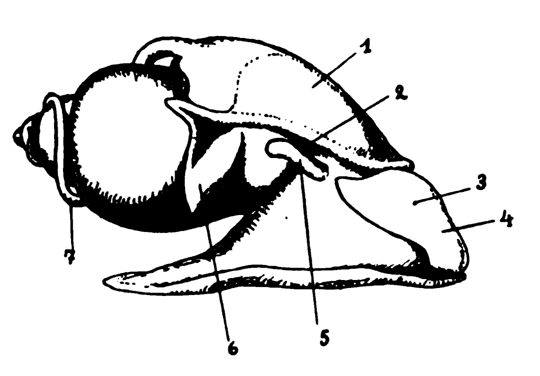



Fig. 11. **Actaeon tornatilis**, nach PELSENEER, 1894. *1* Gegend der Hypobranchialdrüse, *2* Oeffnung der Mantelhöhle, *3* Auge, *4* Kopfschild, *5* Penis, *6* unterer Mantellappen, *7* spiralig gewundener Anhang des Mantels.

I*. Reptantia.

a) Cephalaspidea. Mit Stirnscheibe. Fam. Actaeonidae (mit Deckel [Fig. 11]), Ringiculidae, Tornatinidae, Scaphandridae, Bullidae (Bulla, Acera), Aplustridae, Gastropteridae (Fig. 12), Philinidae, Doridiidae.

Fig. 12.

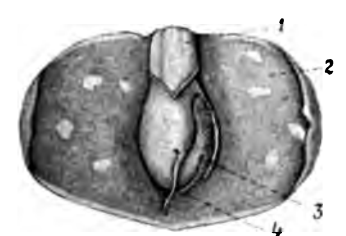



Fig. 13.

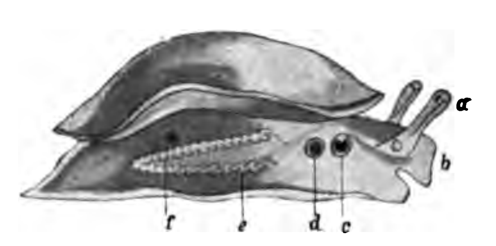



Fig. 12. **Gastropteron Meckelii** (mit innerer Schale), nach VAYSSIÈRE, 1880. *1* Kopfschild (Stirnscheibe), *2* Parapodium, *3* Ctenidium, von der rudimentären Mantelfalte fast unbedeckt, *4* Flagellum = Anhang der Mantelfalte.

Fig. 13. **Pleurobranchus aurantiacus** (mit innerer Schale), nach LEUCKART, Wandtafeln, von der rechten Seite gesehen. *a* Rhinophoren, *b* Lippensegel, *c* Genitalöffnung, *d* Nephridialöffnung, *e* Ctenidium, *f* Anus.

b) Anaspidea. Kopf keine Stirnscheibe bildend. 4 zipfel- oder ohrförmige Tentakel. Fam. Aplysiidae (Aplysia [Fig. 14], Dolabella, Notarchus).

c) Notaspidea. Kopf kurz, mit oder ohne Tentakel. Der Rücken bildet eine grosse Scheibe (Notaeum), in oder auf welcher eine Schale liegen kann. Fam. Pleurobranchidae (Pleurobranchus [Fig. 13], Berthella, Pleurobranchaea), Umbrellidae, Tylodinidae, Peltidae.

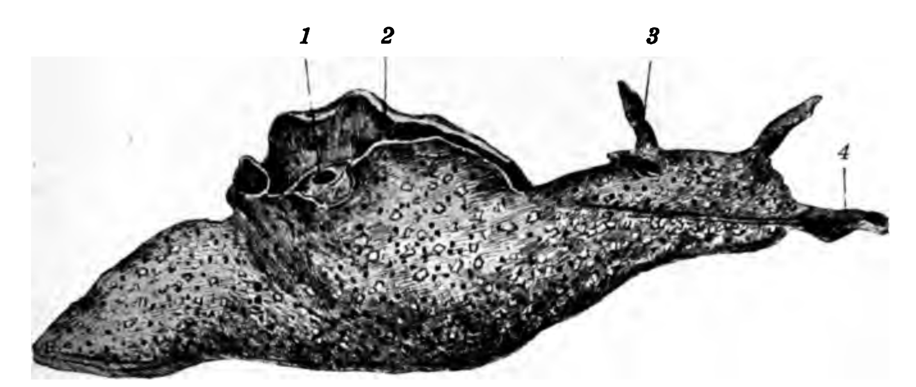



Fig. 14. **Aplysia punctata,** nach MAZZARELLI, 1893. *1* vom Mantel nicht bedeckter Theil der Schale, *2* linkes Parapodium, *3* hinterer, *4* vorderer Tentakel.

## II*. Natantia sive Pteropoda. Flossenschnecken.

Diese früher zu einer besonderen Molluskenklasse vereinigten Thiere sind jetzt als an die freischwimmende pelagische Lebensweise angepasste Tectibranchia erkannt. Die Parapodien der Tectibranchia sind als Flossen oder flügelförmige Schwimmorgane ausgebildet.

Fig. 15.

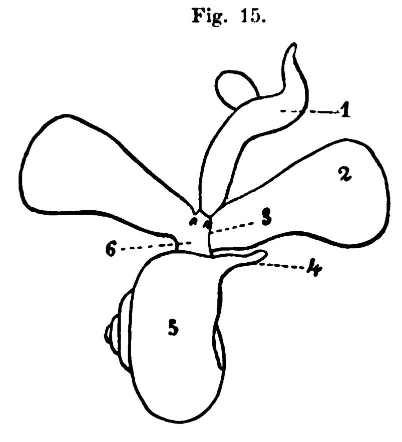



Fig. 16.

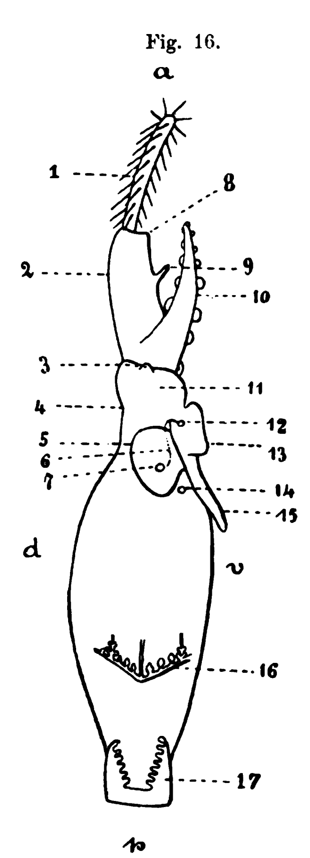



Fig. 15. **Limacina Lesueuri,** von der Dorsalseite, nach PELSENEER, 1888. *1* Penis, *2* Flosse (Parapodium), *3* Samenfurche, *4* Mantelfortsatz („balancer"), *5* Eingeweidesack, *6* Kopf mit 2 Tentakeln und der Samenfurche (*3*).

Fig. 16. **Pneumoderma,** schematisch, von der rechten Seite, nach PELSENEER, 1887. *1* rechter ausgestülpter Hackensack, *2* Rüssel, *3* rechter Buccaltentakel, *4* Lage des rechten Nackententakels, *5* rechte Flosse (Parapodium), *6* Samenfurche, *7* Geschlechtsöffnung, *8* Lage des Kiefers, *9* ventrale Rüsselpapille, *10* rechter saugnapftragender Buccalanhang, *11* Kopf, *12* Penisöffnung, *13* rechter vorderer Fusslappen, *14* Anus, *15* hinterer Fusslappen, *16* Ctenidium, *17* hintere adaptive Kieme, *d*, *v*, *a*, *p* dorsal, ventral, vorn, hinten.

a) Pteropoda thecosomata. Beschalte Flossenschnecken. Diese sind näher mit den Cephalaspidea verwandt. Mantel, Mantelhöhle, Schale vorhanden. Kopf nicht gesondert. Nur ein Paar Tentakeln. Flossen an ihrem vorderen Rande über dem Munde verschmolzen. Anus auf der linken Seite. Fam. Limacinidae. Aeussere links gewundene Kalkschale mit einem spiraligen Operculum. Anus rechtsseitig (Limacina [Fig. 15], Peraclis). Fam. Cavoliniidae. Aeussere Kalkschale symmetrisch (Clio, Cavolinia). Fam. Cymbuliidae. Innere Knorpelschale (Cymbulia, Cymbuliopsis, Gleba). Die Thecosomata ernähren sich vorwiegend von kleinen Protozoen und Algen.

b) Pteropoda gymnosomata. Nackte Flossenschnecken. Diese sind näher verwandt mit den Anaspidea. Ohne Mantel,

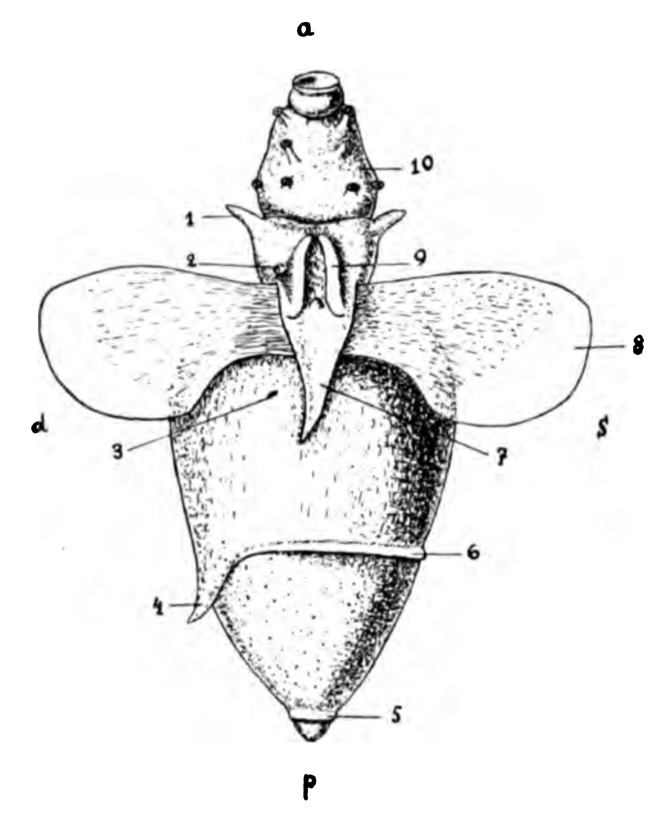



Fig. 17. **Dexiobranchaea simplex,** von der Ventralseite, nach PELSENEER, Mollusques. *a* vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links, *1* vorderer Tentakel, *2* Penisöffnung, *3* Kloake, *4* Ctenidium, *5* dritter, *6* zweiter Wimperring, *7* hinterer Fusslappen, *8* Flosse (Parapodium), *9* Rand der ventralen Fussfläche, *10* Rüssel mit Saugnäpfen.

Mantelhöhle und Schale. Kopf gesondert. 2 Paar Tentakeln. Flossen getrennt. Anus auf der rechten Seite. Fam. Pneumodermatidae. Ein rechtsseitiges Ctenidium vorhanden (Dexiobranchaea [Fig. 17], Spongiobranchaea, Pneumoderma [Fig. 16]). Bei den zwei letzteren Gattungen ausserdem noch eine adaptive hintere

Kieme. Fam. Clionopsidae und Notobranchaeidae. Kein Ctenidium. Eine adaptive hintere Kieme. Fam. Clionidae und Halopsychidae. Weder ein Ctenidium noch adaptive Kiemen vorhanden. Alle Gymnosomata sind räuberische Thiere, die sich vorwiegend von Thecosomata ernähren.

### 2. Unterordnung. Ascoglossa.

Charakterisirt dadurch, dass die verbrauchten Zähne der langen und schmalen, aus einer einzigen Reihe von Zahnplatten bestehenden Radula in einer Tasche am vorderen Ende der Radula aufbewahrt werden. Keine Kiefer. Anus fast immer dorsal. Mit Ausnahme der Steganobranchia fehlt mit dem Mantel und der Mantelhöhle auch das einzige Ctenidium der Tectibranchia.

### I. Section. Steganobranchia.

Mit rechtsseitigem Mantel, Mantelhöhle, Ctenidium und mit Schale, mit Parapodien. Fam. Oxynoëidae (Oxynoë = Lophocercus, Lobiger [Fig. 18]).

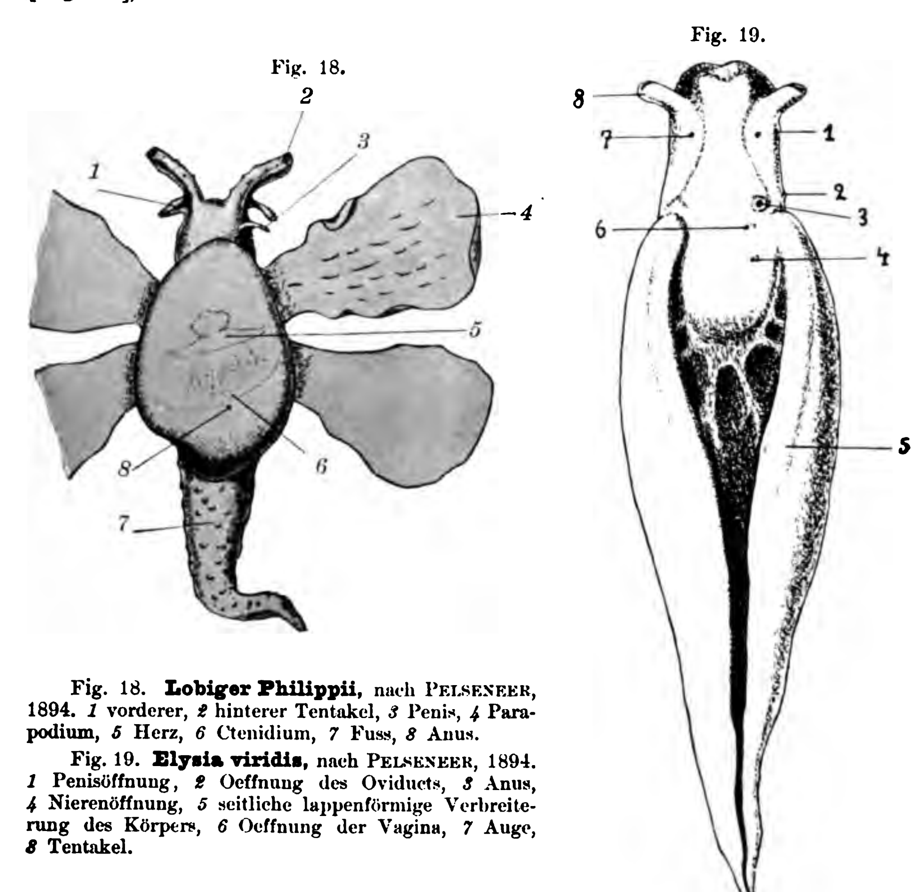



Fig. 18. **Lobiger Philippii,** nach PELSENEER, 1894. *1* vorderer, *2* hinterer Tentakel, *3* Penis, *4* Parapodium, *5* Herz, *6* Ctenidium, *7* Fuss, *8* Anus.

Fig. 19. **Elysia viridis,** nach PELSENEER, 1894. *1* Penisöffnung, *2* Oeffnung des Oviducts, *3* Anus, *4* Nierenöffnung, *5* seitliche lappenförmige Verbreiterung des Körpers, *6* Oeffnung der Vagina, *7* Auge, *8* Tentakel.

II. Section. Cirrobranchia.

Auf den Seitentheilen des Rückens blatt- oder keulenförmige Fortsätze. Fam. Hermaeidae, Phyllobranchidae.

III. Section. Pterobranchia.

Seitentheile des Körpers lappenförmig ausgezogen. Die Verästelungen der Mitteldarmdrüse breiten sich in diesen Lappen aus. Fam. Elysiidae (Fig. 19), Placobranchidae.

IV. Section. Abranchia.

Weder ein Ctenidium, noch Rückenanhänge, noch blattförmige seitliche Verbreiterungen des Körpers. Athmung durch die Haut. Körper fast planarienähnlich. Fam. Limapontiidae.

3. Unterordnung. Nudibranchia.

Ohne Mantelfalte, ohne Schale, ohne Ctenidium. Kiefer fast immer vorhanden. Radula meist wohl entwickelt, mit Zähnen, die abfallen und verloren gehen. Adaptive Kiemen sehr verschieden ausgebildet, bisweilen 0.

I. Section. Holohepatica.

Eine grosse, compacte, keine Aeste abgebende Verdauungsdrüse (Leber). Fam. Phyllidiidae. Zahlreiche Kiemenlamellen rings in einer Furche um den Körper herum. Ohne Kiefer und ohne Radula. Pharynx zu einem Saugapparat umgewandelt. Doridopsidae. Ebenfalls ohne Kiefer und Radula, Pharynx ein Saugapparat. Kiemen in einer Rosette um den dorsalen After. Dorididae cryptobranchiatae. Mit Kiemenrosette um den dorsalen After. Kiemenrosette in eine Höhle zurückziehbar (Bathydoris, Archidoris, Discodoris, Diaulula, Kentrodoris, Platydoris, Chromodoris etc.). Dorididae phanerobranchiatae. Kiemenrosette nicht rückziehbar (Goniodoris, Polycera, Acanthodoris, Idalia, Ancula, Euplocamus, Triopa etc.).

II. Section. Cladohepatica.

Verdauungsdrüse ganz oder theilweise in verästelte, gesonderte Kanäle aufgelöst, welche sich im Körper weit verbreiten. Auf dem Rücken ver-

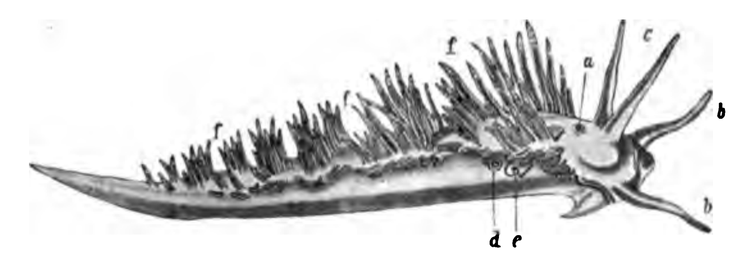



Fig. 20. **Aeolis rufibranchialis**, von der rechten Seite, nach ALDER und HANCOCK. *a* Auge, *b* Mundtentakel, *c* Kopftentakel, *d* Anus, *e* Genitalöffnung, *f* respiratorische Rückenanhänge (Cerata).

schieden gestaltete, vornehmlich im Dienste der Respiration stehende Anhänge. After gewöhnlich rechtsseitig. Fam. Aeolididae (Aeolis [Fig. 20], Berghia, Tergipes, Galvina, Coryptella, Rizzolia, Facellina,

Flabellina, Fiona, Glaucus, Janus, Hero). Tethymelibidae (ohne Radula) (Tethys, Melibe). Lomanotidae, Dotonidae, Dendronotidae, Bornellidae, Scyllaeidae, Phyllirhoidae (Fig. 21)

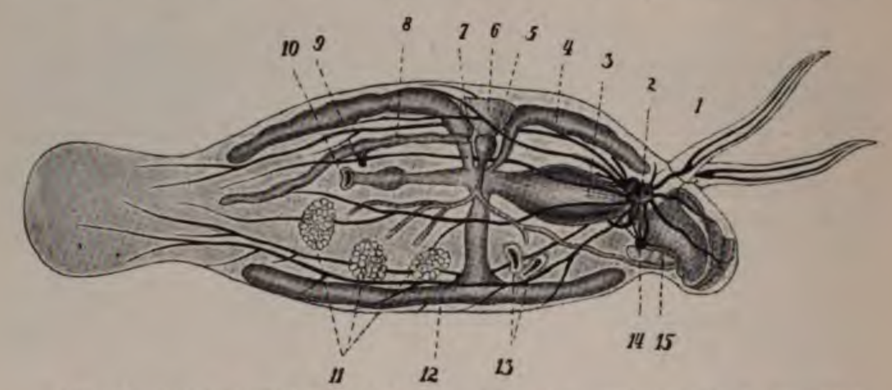



Fig. 21. **Phyllirhoë bucephalum**, von der Seite, nach SOULEYET, modifizirt. *1* Tentakel, *2* Cerebralganglion, *3* Magen, *4* und *12* Darmcoeca (die Verdauungsdrüse bildend), *5* Herzkammer, *6* Vorhof, *7* Pericardialöffnung der Niere, *8* Niere, *9* äussere Oeffnung der Niere, auf der rechten Seite, *10* After, auf der rechten Seite, *11* Zwitterdrüsen, der ausleitende Apparat ist nicht dargestellt, *12* Coecum der Verdauungsdrüse, *13* Geschlechtsöffnungen, *14* Buccalganglion, *15* Speicheldrüse.

(Pelagische freischwimmende Thiere, mit schmalem, seitlich zusammengedrücktem Körper ohne Fuss und ohne respiratorische Anhänge.) Pleurophyllidiidae (jederseits in einer Furche zwischen Rückenschild und Fuss zahlreiche in einer Längsreihe angeordnete Kiemenlamellen [Fig. 22]). Pleuroleuridae, Hedylidae (Fig. 174), Tritoniidae (Tritonia, Marionia).

Auf Grund neuerer Untersuchungen ist ein System der Opisthobranchier aufgestellt worden, das sich von dem oben gegebenen vor allem dadurch unterscheidet, dass die Unterordnung der Ascoglossa aufgelöst und die dort untergebrachten Gruppen theils den Tecti-, theils den Nudibranchiern zugeschieden wurden. Wir heben im Folgenden die Hauptunterschiede hervor:

Fig. 22. **Pleurophyllidia lineata**, von unten, nach SOULEYET. *1* Geschlechtsöffnungen, *2* Kiemenblättchen, *3* Anus, *4* Fussdrüse, *5* Mund, *6* Tentakelschild, *7* Fuss.

## Ordnung. Opisthobranchia.

### 1. Unterordnung. Tectibranchia.

a) Bulloidea: entsprechen den Cephalaspidea und Pteropoda thecosomata plus Peltidae plus Steganobranchia (Lophocercidae).
b) Aplysoidea: entsprechen den Anaspidea und Pteropoda gymnosomata.
c) Pleurobranchoidea: entsprechen den Notaspidea ohne Peltidae.

### 2. Unterordnung. Nudibranchia.

a) Tritonoidea: entsprechen einem Theile der Cladohepatica; es gehören hieher die Tritoniidae, Scyllaeidae, Phyllirhoidae, Tethyidae, Dendronotidae.
b) Doridoidea: gleich Holohepatica. Fam. Polyceratidae, Dorididae, Doridopsidae, Corambidae (Corambe = Hypobranchiaea), Phyllidiidae.
c) Aeolidoidea: gleich den übrigen Cladohepatica. Fam. Aeolididae, Glaucidae, Pleurophylliidae, Dotonidae, Proctonotidae, Fionidae.
d) Elysoidea: gleich Ascoglossa ohne Steganobranchia. **Fam.** Hermaeidae, Elysiidae, Limapontiidae.

(Nach PELSENEER.)

## III. Ordnung. Pulmonata. Lungenschnecken.

Aus dem Mantelcomplex ist mit wenigen Ausnahmen die Kieme geschwunden und durch eine Lunge, d. h. durch ein respiratorisches Gefässnetz an der Innenfläche des Mantels ersetzt. Pallialcomplex ursprünglich rechts vorn am Eingeweidesack. Mantelrand bis auf ein rechts liegendes Athemloch mit dem Integument des Nackens verwachsen. Bei

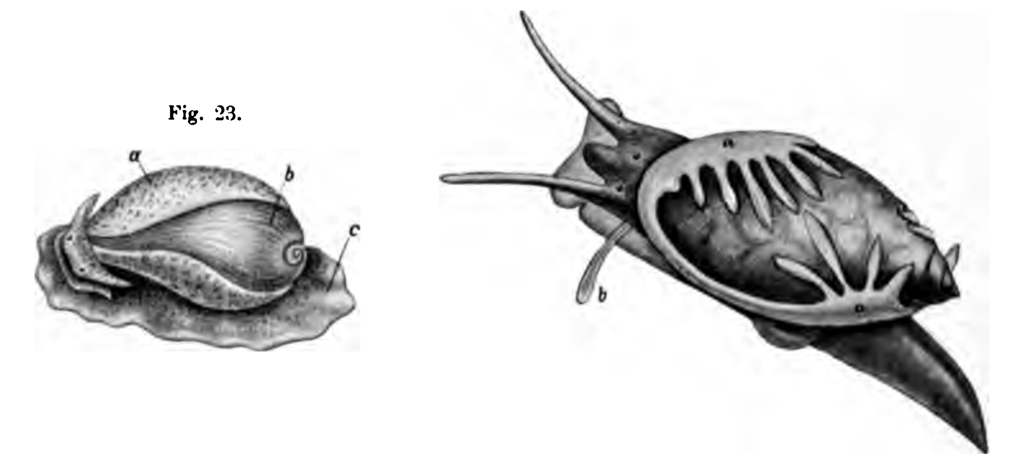



Fig. 23. **Amphipeplea leuconensis**, nach ADAMS. *a* auf die Schale zurückgeschlagener Mantellappen, *b* unbedeckter Schalentheil, *c* Fuss.

Fig. 24. **Physa fontinalis**, nach L. REEVE. *a* auf die Schale zurückgeschlagener Mantellappen, *b* ausgestülpter Penis.

Landpulmonaten ist das Verstreichen des Eingeweidesackes und die Rudimentation der Schale (Nacktschnecken) eine häufige Erscheinung. Das Operculum fehlt fast immer. Herz mit einem Vorhof, welcher fast immer vor der Kammer liegt. Hermaphroditen mit Zwitterdrüse und complicirtem ausführenden Apparate. Land- und Süsswasserschnecken, nur wenige marine Formen.

1. Unterordnung. Basommatophora (Süsswasserpulmonaten).

Augen an der Basis der (nicht einstülpbaren) Augententakel. Geschlechtsöffnungen getrennt, rechts vorn, die männliche vor der weiblichen. Osphradium vorhanden. Fam. Auriculidae (grösstentheils Landformen), Amphibolidae (marin), Siphonariidae (Siphonaria, mit zahlreichen Kiemenlamellen in der Mantelhöhle, Gadinia). Diese Familie wird ebenso

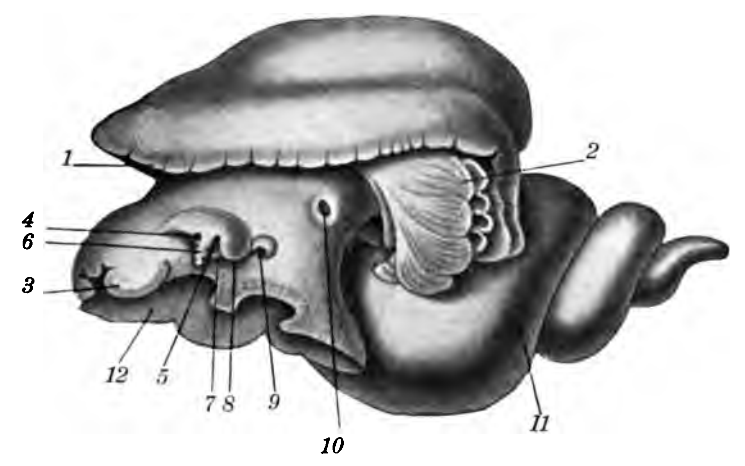



Fig. 25. **Miratesta celebensis**, nach P. und F. SARASIN, 1898. *1* Mantelrand, *2* Kieme, *3* Mundlappen, *4* Auge, *5* Fühlertasche, *6* Fühlergeissel, *7* und *8* Falten, welche die Fühlertasche bilden, *9* männliche, *10* weibliche Geschlechtsöffnung, *11* Eingeweidesack, *12* Fuss.

häufig auch zu den Opisthobranchiern gestellt. Fam. Chilinidae (Pleurovisceralconnective noch ein wenig gekreuzt), Limnaeidae (Limnaea, Amphipeplea [Fig. 23], Planorbis, Ancylus; die Gattungen Miratesta [Fig. 25], Isidora = Pulmobranchia, Protancylus besitzen noch eine Kieme [Ctenidium]), Physidae (Fig. 24).

2. Unterordnung. Stylommatophora.

Fast immer 2 Paar Tentakel. Augen an der Spitze der Augententakel. Tentakel einstülpbar. Osphradium mit wenigen Ausnahmen fehlend. Suprapedaldrüse vorhanden.

a) Vasopulmonata. Mit Gefässlunge.

α) Monogonopora. Mit einer einzigen rechtsseitigen Geschlechtsöffnung. Fam. Helicidae (Helix [Fig. 26 A], Bulimus), Philomycidae, Arionidae (Arion [Fig. 26 D]), Testacellidae (Daudebardia [Fig. 26 B], Testacella [Fig. 26 C]), Limacidae (Ariophanta, Limax, Vitrina, Zonites, Helicarion), Bulimulidae (Fig. 27), Pupidae (Buliminus, Pupa, Clausilia), Succineidae.

β) Digonopora. Nacktschnecken mit getrennter männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung. Die männliche vorn rechts, die weibliche rechts am hinteren Körperende. Pallialcomplex am hinteren Körperende, Lungenhöhle häufig reducirt. Fam. Vaginulidae (Landbewohner), Oncidiidae (marine oder amphibische Formen; die Respiration geschieht theilweise durch respiratorische Rückenanhänge [Fig. 28]).

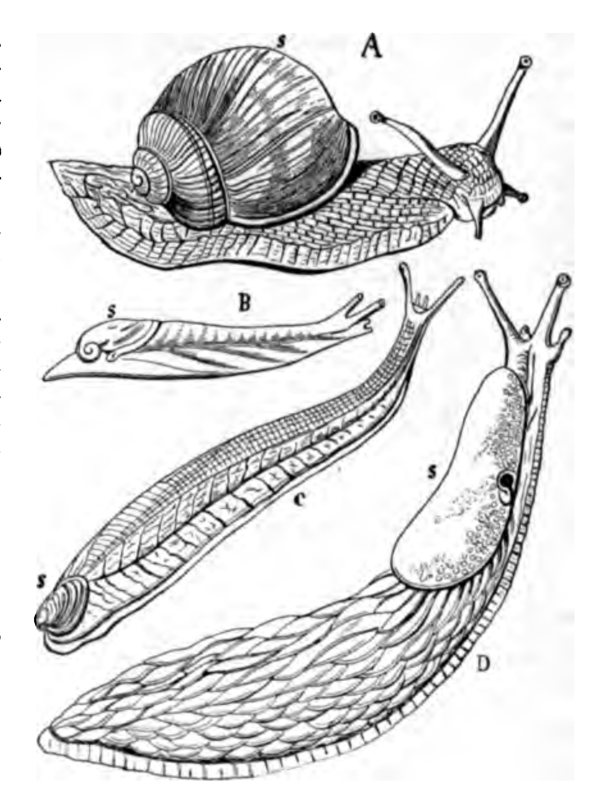



Fig. 26. *A* **Helix pomatia**, *B* **Daudebardia (Helicophanta) brevipes**, *C* **Testacella haliotidea**, *D* **Arion ater**. *s* Schale, in *D*: Schild, aus LANKESTER, Encycl. brit.

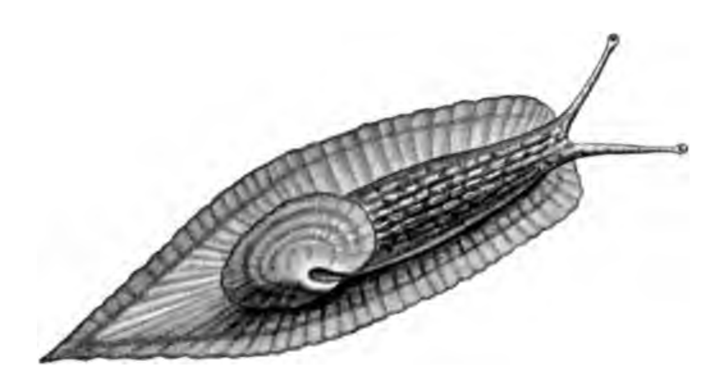


Fig. 27. **Peltella palliolum** (Bulimulide), nach FÉRUSSAC.

b) Tracheopulmonata. Mit Tracheallunge. Fam. Janellidae (= Athoracophoridae). (Ein Paar Tentakel, eine rechtsseitige Geschlechtsöffnung, Mantelhöhle stark reducirt, Pallialorgane aus derselben hinaus verlagert, Wand der Mantelhöhle bildet zahlreiche verästelte Divertikel [Büschel- oder Tracheallunge] [Fig. 29]).

Fig. 28.

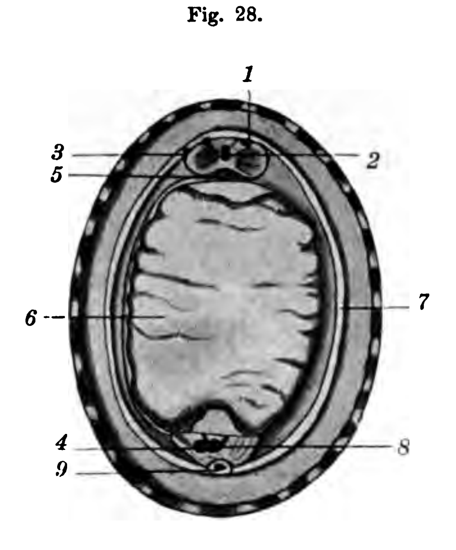



Fig. 29.

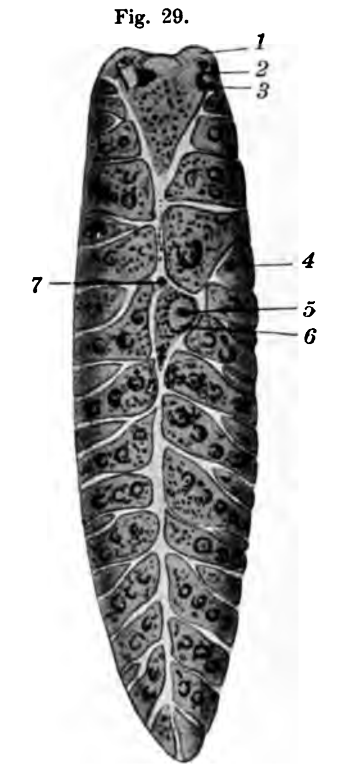



Fig. 28. **Oncidiella juan-fernandeziana**, von der Ventralseite, nach VON WISSEL, 1898. *1* Tentakel, *2* Mund, *3* männliche, *4* weibliche Geschlechtsöffnung, *5* Oeffnung der Fussdrüse, *6* Fuss, *7* Hyponotallinie, *8* Anus, *9* Athemloch.

Fig. 29. **Janella schauinslandi**, nach PLATE, 1898. *1* Mundlappen, *2* Tentakel, *3* Geschlechtsöffnung, *4* Anus, *5* Athemloch, *6* Gegend der Mantelhöhle, *7* Nierenöffnung.

## III. Klasse. **Scaphopoda (Solenoconchae).**

Körper symmetrisch, in dorsoventraler Richtung verlängert. Der Mantel einen röhrenförmigen Sack, mit dorsaler engerer und ventraler weiterer Mündung, bildend. Mantelhöhle sich auf der Hinterseite des Körpers bis zum apicalen Loch erstreckend. Schale hoch kegel-röhrenförmig, wie der Mantel mit apicaler kleinerer und ventraler grösserer Oeffnung. Ctenidien fehlen. Nieren paarig. Eigenwandiger Theil des Circulationssystems auf eine Herzkammer ohne Vorhöfe reducirt. Trennung der Geschlechter. Besondere Leitungswege der Geschlechtsproducte fehlen. Letztere werden durch die rechte Niere entleert. Mund an der Spitze einer tonnenförmigen Schnauze, von einem Kranz blattförmiger Anhänge umgeben. An der Basis der Schnauze entspringen jederseits von einem schildförmigen Lappen zahlreiche fadenförmige Anhänge, welche aus der unteren Mündung der Schale und des Mantels vorgestreckt werden können. Fuss gestreckt, ventralwärts verlängert. Radula vorhanden. Limicole Meeresbewohner. Dentalium (Fig. 176) (Fuss relativ kurz, am Ende fast eichelförmig, mit einem conischen Mittel- und 2 Seitenlappen). Siphonodentalium (Fuss wurmförmig verlängert, am Ende scheibenförmig verbreitert, mit Papillen am Scheibenrande).

## IV. Klasse. **Lamellibranchia (Pelecypoda, Bivalva, Acephala, Aglossa). Muscheln.**

Körper symmetrisch, in transversaler Richtung mehr oder weniger abgeplattet, mit 2 grossen seitlichen, blattartig ausgebreiteten Mantel-

lappen, welche eine geräumige Mantelhöhle begrenzen, in welcher der meist beil- oder keilförmige Fuss Platz finden kann. Zwei seitliche Schalenklappen, die nur am dorsalen Schlossrand mit einander verbunden sind. Zum Verschluss der Schale 2 quer von der einen zur anderen Schalenklappe verlaufende Schliessmuskeln (Dimyarier), hier und da durch Reduction des vorderen nur ein Schliessmuskel (Monomyarier). Jederseits in der Mantelhöhle ein Ctenidium. Ohne Pharynx, ohne Kiefer, ohne Radula und ohne Tentakel — ohne gesonderten Kopfabschnitt. Nieren paarig, Geschlechtsorgane paarig, münden gesondert oder durch Vermittelung der Nephridien. Herz mit zwei Vorhöfen. Jederseits vom Munde ein Paar Mundlappen. Theils getrenntgeschlechtlich, theils hermaphroditisch. Im Meere und im süssen Wasser. Limicol oder festsitzend.

## I. Ordnung. Protobranchia.

Kieme im hinteren Theil der Mantelhöhle, zweizeilig gefiedert, dem Ctenidium der Zygobranchier durchaus entsprechend, in einzelnen Fällen mit der Spitze frei nach hinten in die Mantelhöhle vorragend. Fuss mit Kriechsohle. Pleuralganglion vom Cerebralganglion unterscheidbar (ausg. bei Yoldia). Fam. Nuculidae (Nucula [Fig. 30], Leda, Malletia, Yoldia [Fig. 31]), Solemyidae.

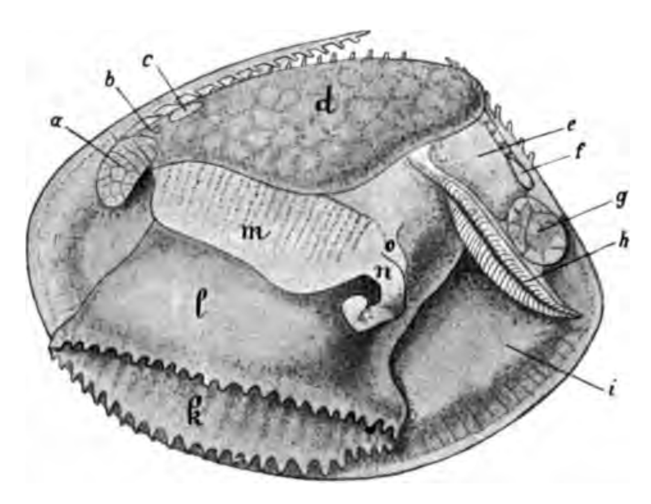



Fig. 30. **Nucula nucleus,** von der linken Seite nach Entfernung der linken Schale und des linken Mantels, nach PELSENEER, 1891. *a* Vorderer Schliessmuskel, *b* vorderer Rückziehmuskel des Fusses, *c* Heber des Fusses, *d* Genitalmasse, *e* Hypobranchialdrüse, *f* hinterer Rückziehmuskel des Fusses, *g* hinterer Schalenmuskel, *h* Ctenidium, *i* Mantelhöhle, *k* Kriechsohle des Fusses *l*, *m* Mundlappen mit hinteren Anhängen *n* und *o*.

## II. Ordnung. Filibranchia.

Die Kiemenblättchen des Ctenidiums haben sich zu langen Fäden verlängert, welche weit in die Mantelhöhle herunterhängen und aus zwei Schenkeln bestehen, einem basalen absteigenden und einem terminalen aufsteigenden.

### 1. Unterordnung. Anomiacea.

Mantel offen, ohne Siphonen. Monomyarier. Fuss klein. Körper

und Schale asymmetrisch. Kiemenfäden nicht durch Wimperscheiben verbunden. Festsitzende Muscheln. Fam. Anomiidae (Anomia, Placuna).

2. Unterordnung. Arcacea.

Kiemenfäden einer jeden Reihe mit einander durch Wimperscheiben verbunden. Dimyarier. Keine Siphonen. Fuss gross. Fam. Arcidae (Arca, Pectunculus), Cardiolidae (fossil), Trigoniidae (Trigonia).

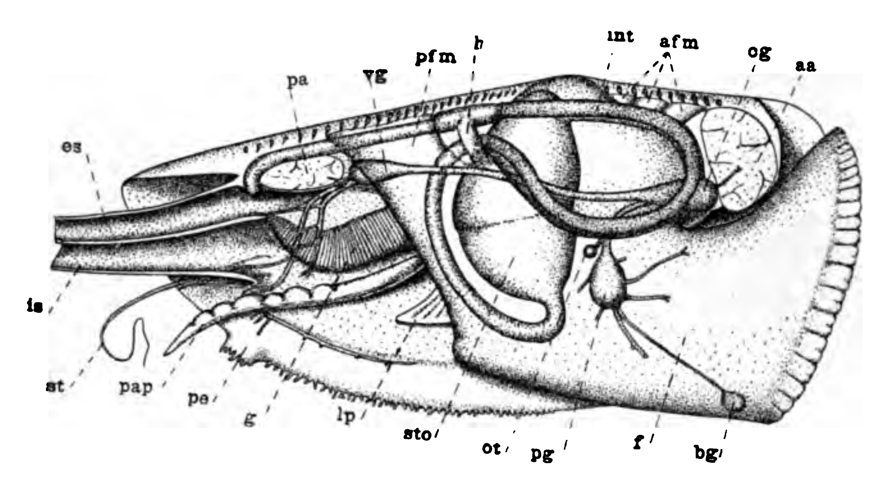



Fig. 31. **Anatomie von Yoldia limatula**, von der rechten Seite, nach DREW, 1899. *aa* Vorderer Schliessmuskel, *cg* Cerebralganglion, *afm* vordere Fussmuskeln, *int* Darm, *h* Herz, *pfm* hinterer Fussmuskel, *vg* Visceralganglion, *pa* hinterer Schliessmuskel, *es* Analsipho, *is* Branchialsipho, *st* Siphonaltentakel, *pap* Anhang der Mundlappen, *pe* hintere Verbreiterung des Mantelrandes, *g* Kieme, *lp* Mundlappen, *sto* Magen, *ot* Otocyste, *pg* Pedalganglion, *f* Fuss, *bg* Byssusdrüse.

3. Unterordnung. Mytilacea.

Kiemenfäden durch interfoliäre Suturen verbunden. Vorderer Schalenmuskel kleiner als der hintere (Heteromyarier). Siphonen vorhanden. Fuss gestreckt. Fam. Mytilidae (Mytilus [Fig. 32], Modiola, Lithodomus [Bohrmuscheln], Modiolaria).

III. Ordnung: Pseudolamellibranchia.

Die aufeinander folgenden Kiemenfäden einer Reihe sind mit einander durch Wimperscheiben oder durch vascularisirte Brücken verbunden, ebenso der aufsteigende mit dem absteigenden Schenkel eines jeden Filamentes.

Fam. Pectinidae. Monomyarier, mit ganz offenem Mantel und Augen am Mantelrand. Ohne Siphonen. Fuss klein, zungenförmig. Schale gleichklappig oder ungleichklappig. Können schwimmen. (Pecten [Fig. 33], Chlamys, Spondylus, Lima). Fam. Dimyidae. Fam. Aviculidae. Monomyarier oder Heteromyarier ohne Siphonen. Schale gleich- oder ungleichklappig. (Avicula [Meleagrina], Malleus, Vulsella, Perna, Inoceramus, Pinna, Meleagrina margaritifera: Perlmuschel.) Fam. Ostrei-

dae. Monomyarier, ohne Fuss, mit ganz offenem Mantel, ohne Siphonen. Schale ungleichklappig, mit der linken Klappe an der Unterlage befestigt. (Ostrea: Auster [Fig. 34].)

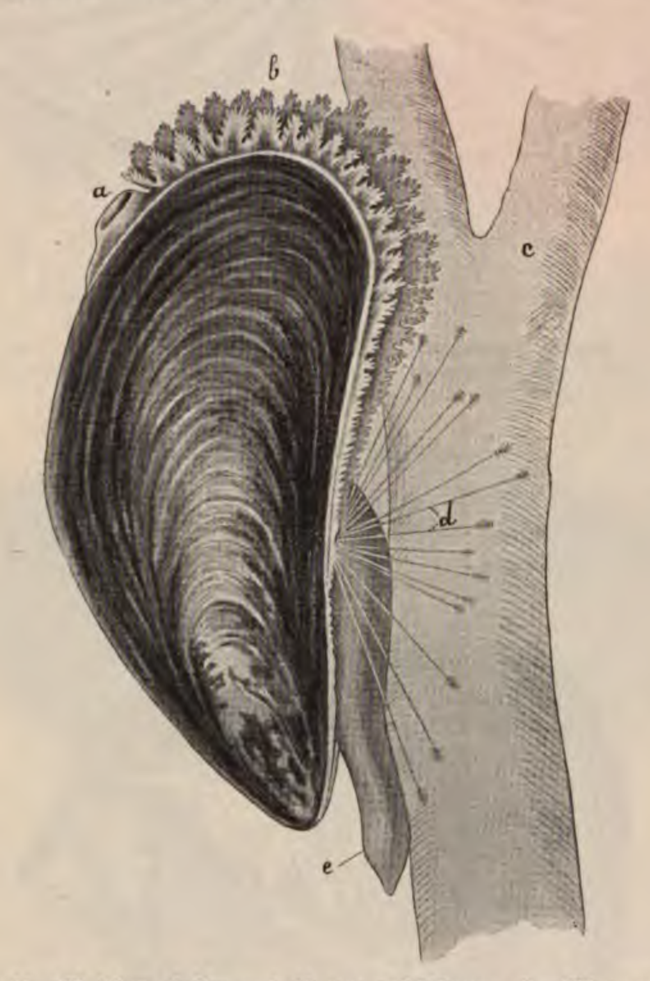



Fig. 32. **Mytilus edulis,** nach MEYER und MÖBIUS. Das Thier von der linken Seite mit ausgestrecktem, einen Byssusfaden befestigenden Fuss *e*, *d* Byssusfäden, *a* Ausströmungsöffnung (Analsipho), *b* gefranster Mantelsaum der Einströmungsöffnung, *c* Unterlage.

## IV. Ordnung. Eulamellibranchia.

Die Kiemen bestehen nicht aus erkennbaren Filamenten. Es sind vielmehr die Filamente einer Reihe und die beiden Schenkel eines Filamentes derart mit einander durch vascularisirte Brücken oder Suturen verbunden, dass jede Filamentreihe wie eine gitterförmig durchbrochene Lamelle aussieht. So existiren jederseits zwei solche Kiemenlamellen (daher der Name Lamellibranchier), die in Wirklichkeit den beiden Reihen von Blättchen eines einfachen zweizeilig gefiederten Ctenidiums entsprechen. Hieher die grosse Mehrzahl der Lamellibranchier.

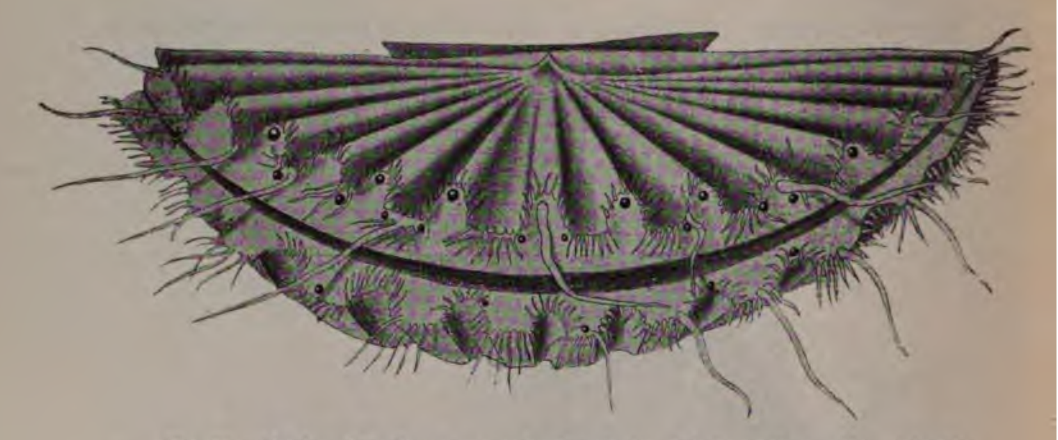


Fig. 33. **Pecten Jacobaeus,** von der Bauchseite, Schale geöffnet. Man sieht die Mantelspalte zwischen den beiden mit zahlreichen Tentakeln und Augen besetzten Mantelvorhängen. Nach LEUCKART und NITSCHE, Zool. Wandtafeln.

1. Unterordnung. Submytilacea.

Kiemenlamellen glatt. Mantel gewöhnlich nur zwischen Ein- und Ausströmungsöffnung verwachsen. Dimyarier. Fam. Carditidae. Di-

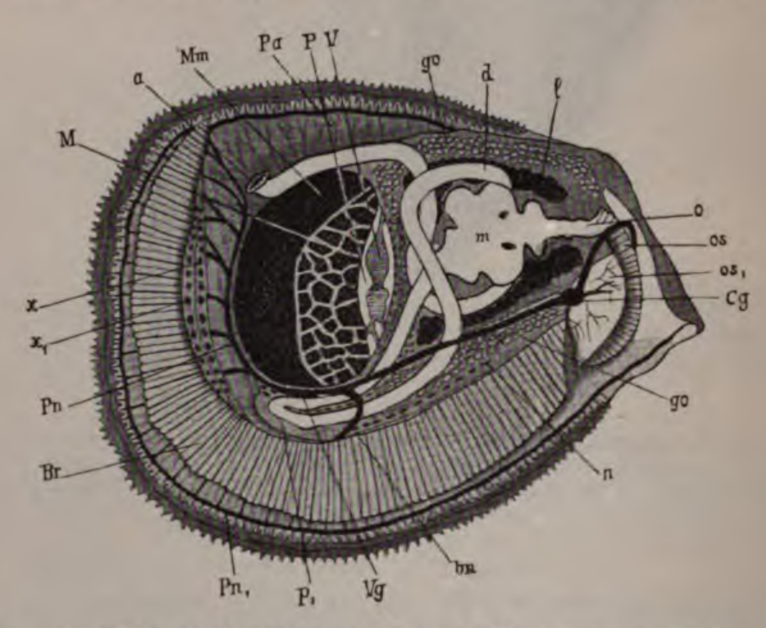



Fig. 34. **Anatomie der Auster (Ostrea edulis),** von der rechten Seite, nach MÖBIUS (in LEUCKART und NITSCHE, Zool. Wandtafeln). *Br* Kieme, *Pn* hinterer Mantelnerv, $x$, $x_1$ Oeffnungen der Hohlräume zwischen den verwachsenen Platten der beiden linken Kiemen, *M* grosser Schliessmuskel, *a* Anus, *Mm* hinterer Abschnitt des Schliessmuskels, *Pa* Mantel, *P* Pericard, *V* Herz, *go* Gonade (Zwitterdrüse), *d* Darm, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *o* Mund, *os*, $os_1$ Mundlappen der linken Seite, *Cg* Cerebralganglion, *n* Niere, *bn* Kiemennerv, *Vg* Visceralganglion, $P_1$ Abdominalfortsatz, $Pn_1$ Mantelrandnerv, *m* Magen mit den Oeffnungen der Verdauungsdrüse.

myarier. Mantel nur mit einer Verwachsungsstelle. Fuss gross. (Cardita, Venericardia.) Fam. Astartidae. Fam. Crassatellidae. Mantel mit einer Sutur oder ganz offen, ohne Siphonen. Fuss entwickelt. Fam. Cyprinidae. Mantel mit zwei Verwachsungsstellen. Fam. Lucinidae mit einfachen Siphonalöffnungen des Mantels. Fuss oft wurmförmig verlängert. Fam. Erycinidae. Mantel bis auf die beiden Siphonal- und die Fussöffnung geschlossen. Fuss lang. (Erycina, Kellya [Fig. 77], Lepton, Lasaea.) Fam. Galeommidae. Mantel die Schale theilweise oder vollständig bedeckend. (Galeomma, Chlamydoconcha [Fig. 81], Scioberetia [Fig. 80], Entovalva [Fig. 82].) Fam. Cyrenidae. Mantel offen. Zwei Siphonen. Fuss gross. Süsswasser- oder Brackwasserformen. (Cyrena, Corbicula, Sphaerium = Cyclas, Pisidium, Galatea.) Fam. Unionidae, im süssen Wasser, Fuss gross, beil- oder keilförmig, zwei einfache Siphonalöffnungen oder Spalten, Mantel offen. (Unio [Fig. 35], Malermuschel, Anodonta, Teichmuschel, Mutela.) Fam. Aetheriidae (Aetheria, Mülleria). Fam. Dreissensiidae, im Süsswasser (Dreissensia).

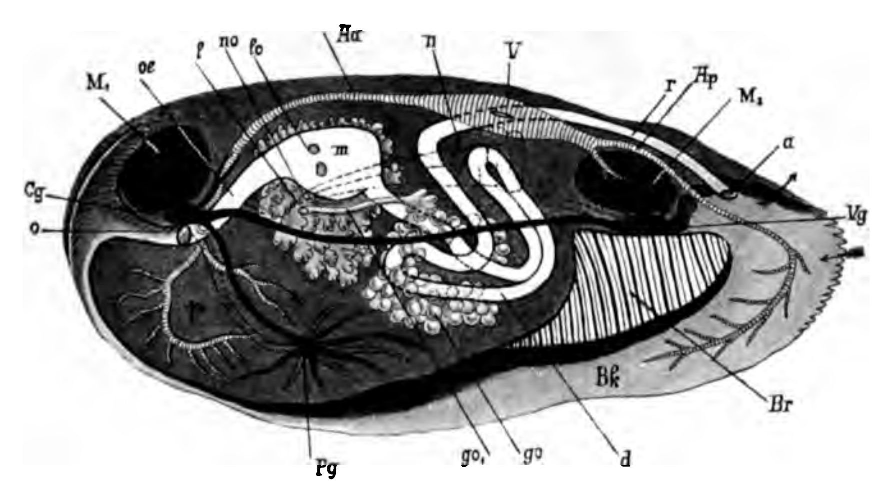



Fig. 35. **Anatomie von Unio (Margaritana) margaritiferus,** von der linken Seite, nach LEUCKART und NITSCHE. *o* Mund, *Cg* Cerebralganglion, $M_1$ vorderer Schliessmuskel, *oe* Oesophagus, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *no* Nephridialöffnung, *lo* Oeffnungen der Verdauungsdrüse in den Magen *m*, *Aa* Aorta anterior, *n* Nephridium, Konturen durch punktirte Linien angegeben, *V* Herz, *r* Enddarm, *Ap* Aorta posterior, $M_2$ hinterer Schliessmuskel, *a* After, *Vg* Visceralganglion, *Br* Kieme, *Bk* Mantelhöhle, *d* Darm, *go* Gonade mit Ausführungsgang $go_1$, *Pg* Pedalganglion, *p* Fuss. Die Pfeile deuten die Richtung an, in welcher das Wasser in die Mantelhöhle ein- und aus ihr austritt.

### 2. Unterordnung. Tellinacea.

Dimyarier mit wohl entwickelten Siphonen, die häufig vollständig gesondert sind. Kiemen meist glatt. Fuss gross. Fam. Tellinidae (Tellina, Scrobicularia). Fam. Donacidae (Donax). Fam. Mactridae (Mactra).

### 3. Unterordnung. Veneracea.

Dimyarier. Kiemenlamellen etwas gefaltet. Siphonen häufig gesondert. Fuss ansehnlich. Fam. Veneridae (Venus, Meretrix [Cytherea], Tapes). Fam. Petricolidae (Bohrmuscheln).

### 4. Unterordnung. Cardiacea.

Dimyarier oder Monomyarier. Kiemenlamellen stark gefaltet. Mantel mit zwei Siphonal- und einer Pedalöffnung, sonst verwachsen. Fam. Cardiidae. Dimyarier. (Cardium [Fig. 36].) Fam. Tridacnidae. Monomyarier. (Tridacna [Fig. 105], Hippopus.) Fam. Chamidae. Dimyarier. Schale ungleichklappig. (Chama, Diceras, Requienia.) In die Nähe gehören wahrscheinlich die fossilen Monopleuridae, Caprinidae, Hippuritidae, Radiolitidae.

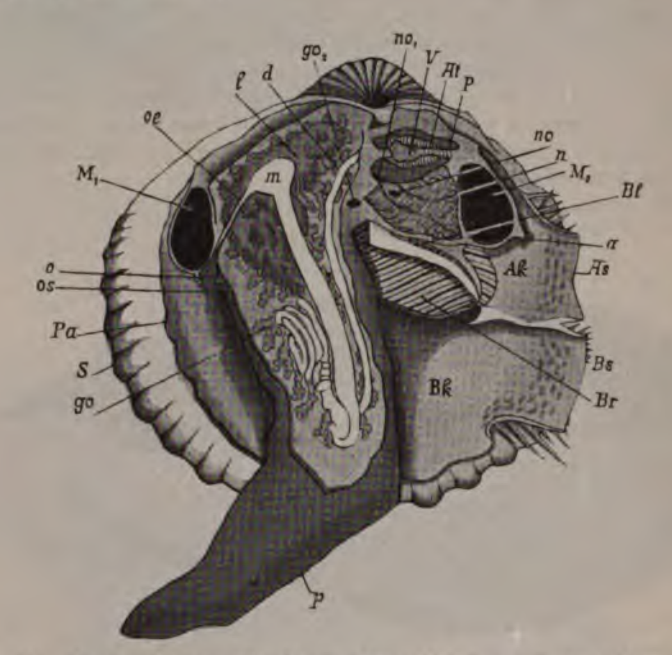



Fig. 36. **Anatomie von Cardium tuberculatum,** von der linken Seite, nach GROBBEN (in LEUCKART und NITSCHE, Zool. Wandtafeln). *p* Fuss, *go* Gonade, *S* Schale, *Pa* Mantel, *os* Mundlappen, *o* Mund, $M_1$ vorderer Schalenmuskel, *oe* Oesophagus, *m* Magen, *l* Verdauungsdrüse, *d* Darm, $go_2$ Genitalöffnung, $no_1$ Pericardialöffnung der Niere, *V* Herzkammer, *At* Vorhof, *P* Pericard, *no* Oeffnung der Niere in die Mantelhöhle, *n* Niere, $M_2$ hinterer Schliessmuskel, *Bl* Verwachsungsstelle des rechten mit dem linken Ctenidium hinter dem Fusse, *a* Anus, *AK* Analkammer der Mantelhöhle mit Analsipho *As*, *Bk* Branchialkammer der Mantelhöhle mit Branchialsipho *Bs*, *Br* Ctenidium (Kieme).

### 5. Unterordnung. Myacea.

Dimyarier mit gefalteten Kiemenlamellen. Tendenz zum Verwachsen des Mantels. Siphonen sehr lang. Fuss gross. Fam. Psammobiidae. Fussschlitz des Mantels noch sehr gross. (Psammobia.) Fam. Mesodesmatidae. Fam. Lutrariidae. Fam. Myidae (Mya, Corbula). Fam. Saxicavidae (Glycimeris, Saxicava [Bohrmuschel]). Fam. Solenidae. Schale vorn und hinten klaffend, Fuss sehr gross. (Solenocurtus, Cultellus, Ensis, Solen.)

### 6. Unterordnung. Pholadacea.

Dimyarier mit verwachsenem Mantel und wohl ausgebildeten Siphonen. Fuss verschieden, bisweilen rudimentär. Schale klaffend, häufig mit

accessorischen Stücken. Fam. **P h o l a d i d a e.** Bohrmuscheln. (Pholas, Pholadidea [Fig. 37], Jouannetia [Fig. 38], Xylophaga.) Fam. **T e r e d i n i d a e**, Bohrmuscheln (Teredo [Fig. 39]).

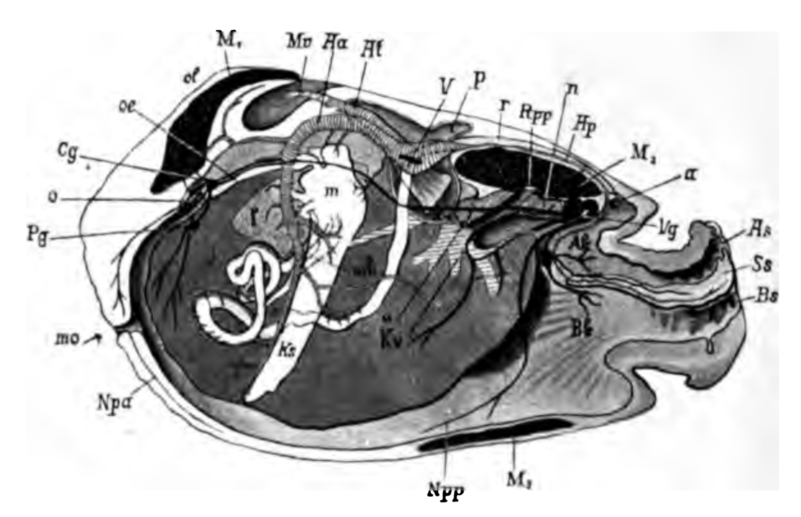



Fig. 37. **Anatomie von Pholadidea** sp., von der linken Seite, nach EGGER, 1887. Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Ausserdem: *Npa*, *Npp* vorderer und hinterer Mantelrandnerv, *mo* vordere Mantelöffnung, *Ks* Krystallstielsack, *Kv* Kiemenvene, *ol* vorderer oberer Mantellappen, *Rpp* hinterer Rückziehmuskel des Fusses, *Ss* Scheidewand zwischen den beiden Siphonen, $M_3$ accessorischer Schliessmuskel, *mb* Magenblindsack, *x* Pericardialabschnitt der Niere, welcher sich bei *u* durch den Nierentrichter in das Pericard öffnet.

## 7. Unterordnung. A n a t i n a c e a.

Mantel in grosser Ausdehnung verwachsen. Mit Siphonen. Hermaphroditen mit gesonderter männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung. Fuss vorhanden. Fam. **P a n d o r i d a e.** Fam. **L y o n s i i d a e.** Fam. **A n a t i n i d a e** (Anatina, Thracia, Pholadomya). Fam. **C l a v a g e l l i d a e.** Fuss rudimentär. Ausser der Schale eine accessorische Kalkröhre. (Clavagella, Brechites = Aspergillum [Fig. 40].)

## V. Ordnung. S e p t i b r a n c h i a (S e p t i p a l l i a t a).

Jederseits ein musculöses, von Spalten durchbrochenes Septum, welches die Mantelhöhle in zwei übereinander liegende Etagen theilt

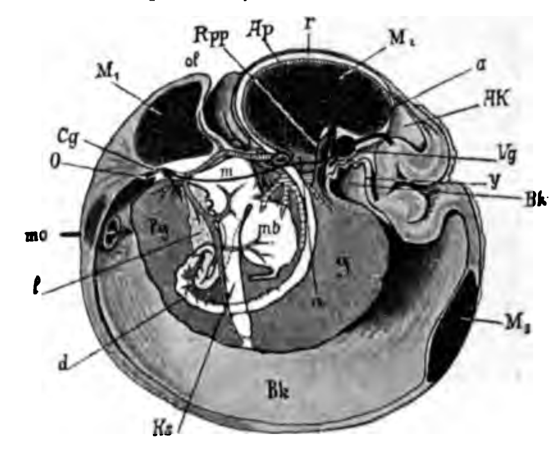



Fig. 38. **Anatomie von Jouannetia Cumingii**, von der linken Seite, nach EGGER, 1887. Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

und das zum Theil wenigstens aus den umgewandelten Kiemen hervorgegangen ist. Fam. Poromyidae. Hermaphroditen. Fam. Cuspidariidae. (Fig. 41 *A* und *B*).



Fig. 39. **Teredo navalis** in seiner Holzröhre, von der Bauchseite, nach Meyer und Möbius. Das Mittelstück weggelassen. Kalkröhre grösstentheils unverletzt.

### Anmerkung zur systematischen Uebersicht der Klasse der Lamellibranchier.

Ein allgemein anerkanntes System der Lamellibranchier existirt gegenwärtig nicht. Die oben gegebene Classification (nach Pelseneer) stützt sich in erster Linie auf den Bau der Kiemen. In den letzten Jahren ist eine Reihe von Systemen vorgeschlagen worden, die zum Theil bedeutend von einander abweichen (so z. B. von Dall, Grobben, Neumayr). Als Beispiel einer Gliederung der Muscheln, die sich im Wesentlichen auf den Bau der Schale, speciell des Schlosses, gründet, im Uebrigen aber auch die anderen Organisationsverhältnisse berücksichtigt, sei hier in den Hauptzügen noch das System von Dall angeführt:

### Klasse. **Pelecypoda.**

I. Ordnung. Prionodesmacea.
  1. Ohne Zähne: Solemyacea.
  2. Mit Zähnen:
    - A. Taxodonta: Nuculacea, Arcacea.
    - B. Schizodonta: Pteriacea (Pinnidae, Pernidae, Pteriidae, Vulsellidae), Ostracea (Ostreidae), Naiadacea (Unionidae, Mutelidae, Aetheriidae), Trigoniacea.
    - C. Isodonta: Pectinacea (Pectinidae, Spondylidae, Dimyidae, Limidae), Anomiacea.
    - D. Dysodonta: Mytilacea (Mytilidae, Dreissensiidae, Modiolarcidae).

II. Ordnung. Anomalodesmacea.
Anatinacea (Pholadomyidae, Anatinidae, Thraciidae, Myochamidae, Pandoridae, Lyonsiidae, Lyonsiellidae), Ensiphonacea (Clavagellidae), Poromyacea (Poromyidae, Cuspidariidae).

III. Ordnung. Teleodesmacea.
A. Pantodonta: Allodesmidae (im Silur).
B. Diogenodonta: Cypricardiacea, Astartacea (Astartidae, Crassatellitidae), Cyrenacea, Carditacea, Chamacea, Rudistae, Lucinacea, Leptonacea (Leptonidae, Galeommidae, Chlamydoconchidae).

Fig. 40. Fig. 41.

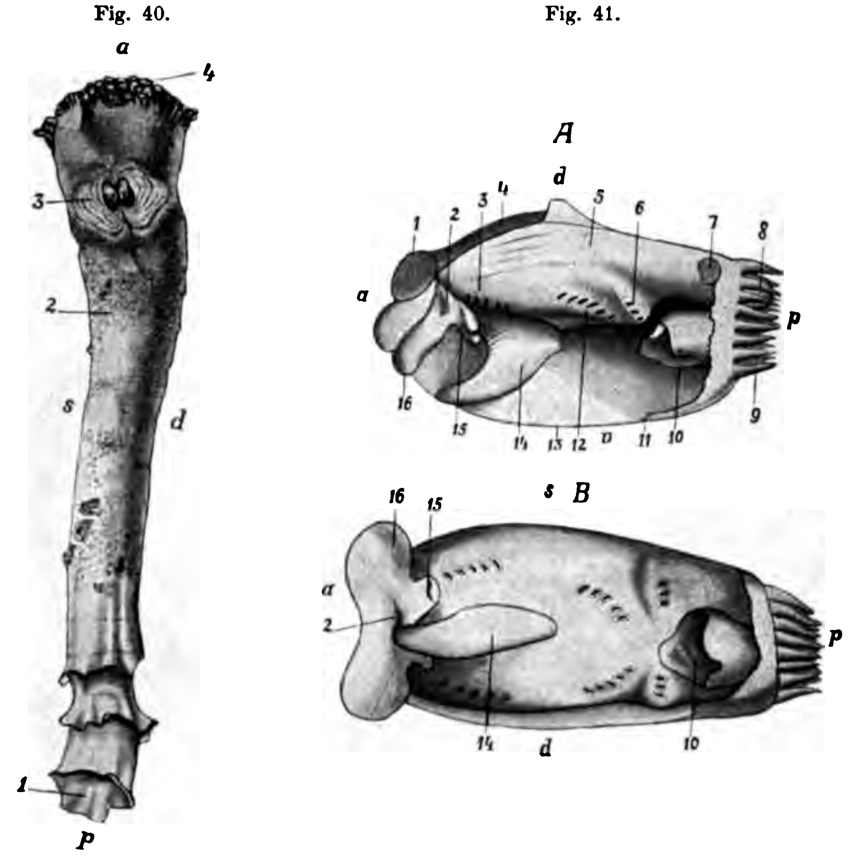



Fig. 40. **Schale von Aspergillum (Brechites) vaginiferum,** von der Dorsalseite. *a* Vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links, 1 Siphonalöffnung der Pseudoconcha, 2 Pseudoconcha (Kalkröhre), 3 echte Schale, in der Pseudoconcha eingebettet, 4 vordere Oeffnungen der Pseudoconcha.

Fig. 41. **Weichkörper von Silenia Sarsii** (Cuspidaride), nach PELSENEER, 1888. *A* Von der linken Seite, nach Entfernung des Mantels, *B* von der Ventralseite, nach Entfernung des grössten Theiles des Mantels. *a, p* Vorn, hinten, *d, v* dorsal, ventral, *d, s* rechts, links, 1 vorderer Schliessmuskel, 2 Mund, 3 vordere Gruppe von Kiemenspalten, 4 Lebermasse, 5 Kiemenscheidewand, 6 hintere Gruppe von Kiemenspalten, 7 hinterer Schliessmuskel, 8 Analsipho, 9 Siphonaltentakel, 10 Klappe der Branchial- oder Einströmungsöffnung, 11 Stelle, wo die beiden die Fussöffnung begrenzenden freien Mantelränder verschmelzen, 12 mittlere Gruppe von Kiemenspalten, 13 freier Mantelrand, 14 Fuss, 15 hintere Mundlappen, 16 vordere Mundlappen.

C. Cyclodonta: Cardiacea, Tridacnacea, Isocardiacea.
D. Teleodonta: Veneracea, Tellinacea (Tellinidae, Donacidae), Solenacea, Mactracea.
E. Asthenodonta: Myacea (Myacidae, Corbulidae, Saxicavidae), Adesmacea (Pholadidae, Teredinidae).

## V. Klasse.

## Cephalopoda. (Tintenfische, Kraken, Kopffüsser.)

Körper symmetrisch, mit hohem Eingeweidesack. Um den Mund herum Tentakel oder Fangarme, die als Theile des Fusses, welche nach vorn um den Mund herum gewachsen sind, betrachtet werden. Ein weiterer Theil des Fusses ist der Trichter. In der hinterständigen Mantelhöhle 2 oder 4 Ctenidien. Herz mit 2 oder 4 Vorhöfen, 2 oder 4 Nieren. Unpaare Gonade mit paarigem oder unpaarem Ausführungs-

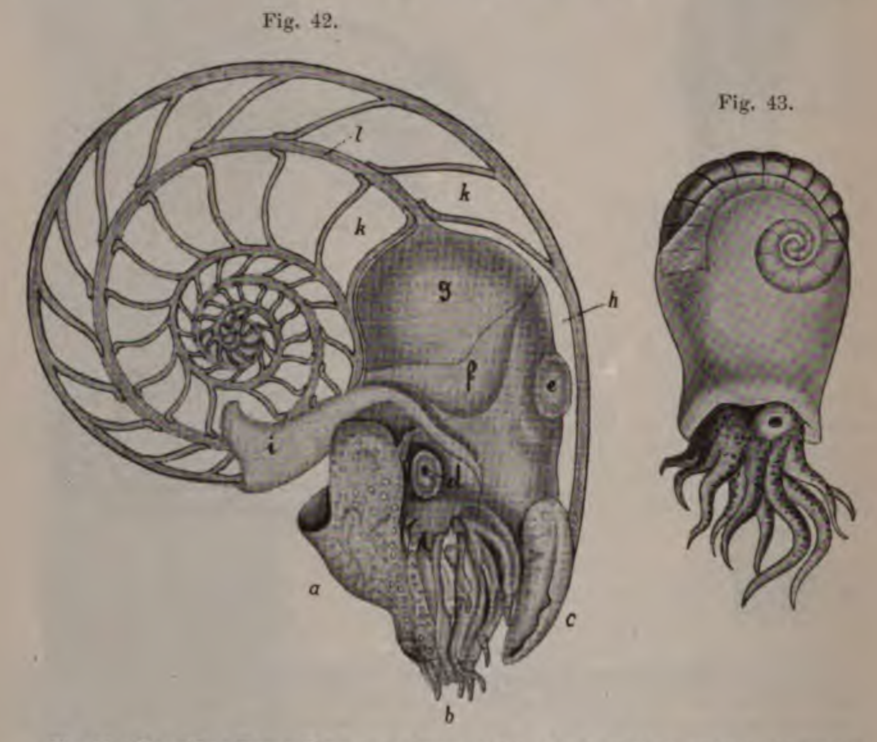



Fig. 42. **Nautilus Pompilius**, nach OWEN, 1832. Schale im Medianschnitt dargestellt. *a* Kopfkappe, *b* Tentakel, *c* Infundibulum, *d* Auge, *e* durchschimmernde Nidamentaldrüse, *f* Ansatzstelle des Schalenmuskels, *g* oberer Theil des Eingeweidesackes, *h* letzte (Wohn-) Kammer der Schale, *i* über die Schale zurückgeschlagener Mantellappen, *k* vorletzte Kammer, *l* Sipho.

Fig. 43. **Spirula prototypos**, von der linken Seite, nach CHUN und OWEN (LEUCKART und NITSCHE, Zool. Wandtafeln). Man sieht die beiden Theile der Schale, der innere ist durch den Mantel durchschimmernd dargestellt. Das Auge müsste weiter vorn am Kopffuss gezeichnet sein. Die Schale ist thatsächlich stärker vom Mantel bedeckt. Man vergleiche Fig. 44.

gang. Sinnesorgane, speciell die vorn und seitlich am Kopffuss gelegenen Augen, hoch entwickelt. Kräftige Kiefer und starke Radula. Mit äusserer oder innerer Schale, oder schalenlos. Meist mit Tintenbeutel. Grosse, hochentwickelte, räuberische Meeresthiere getrennten Geschlechts.

## I. Ordnung. Tetrabranchia.

Mit äusserer gekammerter Schale, in deren letzter (grösster) Kammer das Thier sitzt. Schale symmetrisch, exogastrisch aufgerollt. Zahlreiche auf grösseren Lappen sich erhebende, in besondere Scheiden zurückziehbare, saugnapflose Tentakel um den Mund. 4 Kiemen, 4 Vorhöfe des Herzens, 4 Nieren. Trichter aus zwei seitlichen, getrennten Lappen bestehend, die, sich mit ihrem freien Rand über einander schiebend, eine Röhre bilden. Ohne Tintenbeutel. Mit Grubenaugen. Einzige lebende Form Nautilus, Radula 2. 2. 1. 2. 2. (Fig. 42). Fossil die beiden grossen Abtheilungen der Nautiloidea und Ammonitoidea.

## II. Ordnung. Dibranchia.

Mit innerer Schale, oder mit rudimentärer Schale, oder ohne Schale. Die Schale ist selten und dann endogastrisch aufgerollt. 2 Kiemen. 2 Vorhöfe des Herzens, 2 Nieren. 8 oder 10 mit Saugnäpfen besetzte Fangarme um den Mund. Die beiden Lappen des Trichters am freien Rande verwachsen. Blasenaugen. Mit Tintenbeutel.

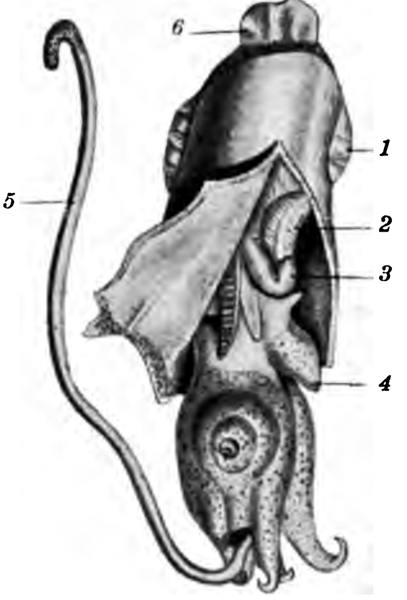



Fig. 44. **Spirula (australis?)**, Weibchen, von der linken Seite, nach PELSENEER, 1894. Der Mantel ist eine Strecke weit aufgeschnitten, um einen Einblick in die Mantelhöhle zu geben. *1* Schale, *2* Nidamentaldrüsen, *3* accessorische Nidamentaldrüsen, *4* Trichter, *5* Fangtentakel, *6* Flosse.

### 1. Unterordnung. Decapoda.

Mit innerer, oft rudimentärer Schale. Mit 10 Armen, von denen das 4. Paar zu langen, in besondere Kopfhöhlen zurückziehbaren Fangtentakeln entwickelt ist. Gute Schwimmer mit dorso-ventral gestrecktem, mit seitlichen Flossen ausgestattetem Körper. Eileiter meist unpaar.

a) Spirulidae. Mit innerer, spiralig gewundener, endogastrisch aufgerollter Schale. Spirula (Fig. 43 und 44).

b) Belemnitidae. Fossile Formen mit innerer, gekammerter, meist gerade gestreckter Schale. Belemnites, Spirulirostra, Belemnoteuthis.

c) Oigopsidae. Mit innerer, rückgebildeter Schale ohne Kammerung. Aeussere Cornea offen. Eileiter paarig. Fam. Ommastrephidae (Ommastrephes, Rad. 3. 1. 3, Todarodes, Ctenopteryx [Fig. 85]). Fam. Onychoteuthidae (Onychoteuthis, Veranya, Gonatus). Fam. Taonoteuthidae (Chiroteuthis, Histiopsis). Fam. Cranchiidae (Cranchia, Taonius, Leachia, Loligopsis).




Fig. 45. **Loligo vulgaris**, nach D'ORBIGNY. *A* Von der Hinterseite (physiologisch Unterseite), *B* von der Vorderseite (physiologisch Rückseite). Man sieht die 10 Mundarme, von denen die des 4. Paares als lange Fangtentakel ausgebildet sind, ferner die Augen, den Mantelrand, die Flossen und in der Haut die Chromatophoren.

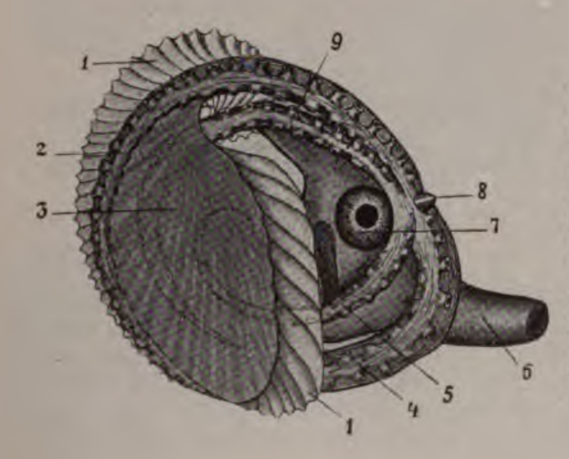



Fig. 46. **Weibchen von Argonauta**, in schwimmender Stellung, von der rechten Seite, nach LACAZE-DUTHIERS, 1892. *1* Unbedeckter Theil der Schale, *2* der rechte Arm des ersten, vorderen Armpaares, mit seiner einen grossen Theil der Schale von aussen bedeckenden lappenförmigen Verbreiterung (Segel) *3*, *4* 4. rechter Arm, *5* 3. rechter Arm, *6* Trichter, *7* Auge, *8* Kiefer, *9* 2. rechter Arm. Die Arme des 2., 3. und 4. Paares ins Innere der Schale zurückgestreckt.

d) **Myopsidae.** Mit innerer, undeutlich gekammerter oder ungekammerter Schale, oder ohne Schale. Aeussere Cornea geschlossen. Fam. Sepiidae (Sepia, Rad. 3. 1. 3, Belosepia [fossil]), Fam.

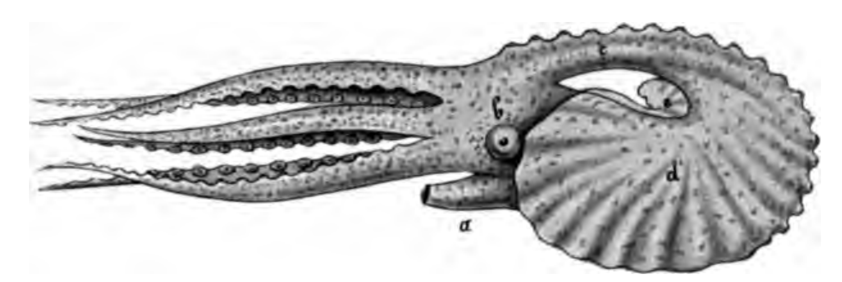



Fig. 47. **Weibchen von Argonauta Argo,** nach VÉRANY. 2., 3. und 4. Armpaar nach unten gestreckt, *a* Trichter, *b* Auge, *c* 1. Armpaar, mit seinem Segel *d* die Schale *e* fast ganz bedeckend.

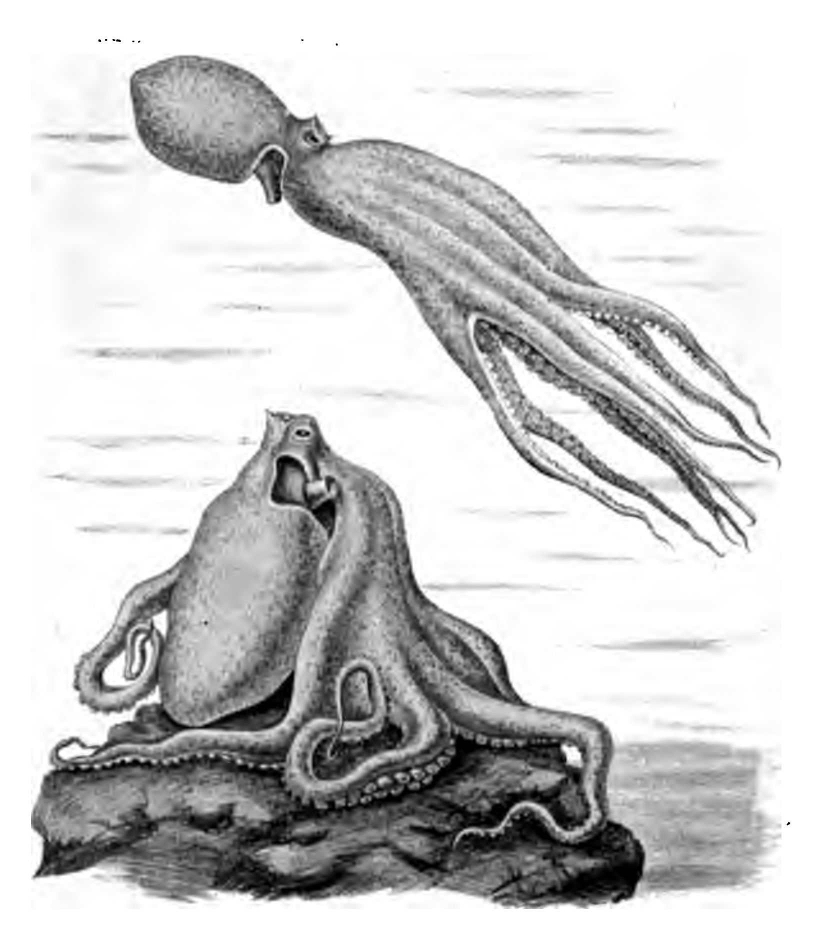


Fig. 48. **Octopus vulgaris,** nach MERCULIANO (in „Aquarium neapolitanum"), oben in schwimmender, unten in sitzender und lauernder Stellung.

Loliginidae (Loligo [Fig 45], Sepioteuthis). Fam. Sepiolidae (Sepiola, Rossia, Sepioloidea, Sepiadarium). Fam. Idiosepiidae (Idiosepius).

2. Unterordnung. Octopoda.

Ohne oder mit sehr rudimentärer Schale oder Schulpe. Mit 8 Armen, ohne Fangtentakel. Körper plump, meist ohne Flossen, der Schwimmbewegung wenig angepasst. Eileiter paarig. Fam. Cirroteuthidae. Mit Flossen. (Cirroteuthis [Fig. 49], Opisthoteuthis [Fig. 86 und 87].) Fam. Argonautidae. (Argonauta [Fig. 46, Fig. 47], Weibchen mit äusserer ungekammerter Schale.) Fam. Philonexidae (Philonexis, Tremoctopus). Fam. Octopodidae (Octopus, Rad. 3. 1. 3 [Fig. 48], Eledone).

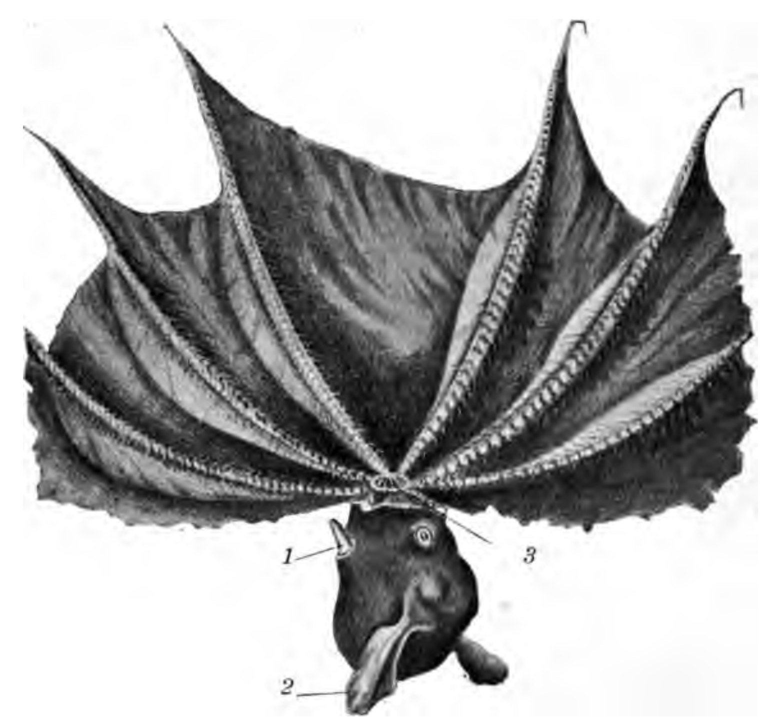



Fig. 49. **Cirroteuthis magna**, von der linken Seite, nach HOYLE, 1886. *1* Trichter, *2* Flosse, *3* Mund.

## I. Schema der ursprünglichen Molluskenorganisation.

Wenn wir versuchen, gestützt auf die Ergebnisse der morphologischen Durchforschung des Molluskenstammes, ein hypothetisches Urmollusk zu construiren, so wird das Bild desselben etwa folgendermaassen ausfallen.

Der Körper ist bilateral-symmetrisch, mit gewölbter Rückenseite, das Vorderende trägt den Mund, die Augen und Tentakel und ist als Kopf vom übrigen Körper abgesetzt. Die Bauchseite bildet

eine stark musculöse, vom Rumpfe abgesetzte Platte, den F u s s, mit flacher Kriechsohle.

Das weiche Integument der gewölbten Rückenseite bildet rings um den Rumpf herum eine Duplicatur, eine nach allen Seiten herunterhängende Falte, den M a n t e l (P a l l i u m). Der Mantel bedeckt rings um den Rumpf herum eine ringförmige Höhle, die M a n t e l h ö h l e, welche unter dem freien Rande des Mantels hindurch, zwischen diesem und dem Fusse, mit dem umgebenden Medium frei communicirt. Das dorsale Integument des Rumpfes und seine Fortsetzung, das äussere Integument des Mantels, sondert eine dicht anliegende S c h a l e ab, die aus einer chitinartigen Grundsubstanz (Conchyliolin, Conchyolin oder am besten Conchin genannt) mit eingelagertem kohlensauren Kalk besteht. Diese Schale wiederholt die Gestalt der Rückenseite des Rumpfes, sie ist also bilateral-symmetrisch, gewölbt. Denken wir uns dieselbe losgelöst und auf die gewölbte Rückenseite gelegt, so würde sie sich uns napf- oder tellerförmig präsentiren. Indem diese Rückenschale den ganzen Körper oder doch den grössten Theil desselben vom Rücken her bedeckt, gereicht sie diesem einerseits zum w i r k s a m e n S c h u t z e und dient andererseits als S k e l e t, an welchem in den Fuss und in den Kopf verlaufende, im Allgemeinen eine dorsoventrale Richtung einschlagende Muskeln sich als an einem festen Anheftungspunkte ansetzen.

Der Mantel hat noch seine ganz besondere Bedeutung bei der Bildung der schützenden Schale. Abgesehen davon, dass es der Mantelrand ist, welcher den grössten Theil der Schalensubstanz absondert und welcher beim fortschreitenden Wachsthum des Thieres auch für die Vergrösserung der Schale sorgt, bedeckt er die zarten K i e m e n, die nun auch des Schutzes der von ihm abgesonderten Schale theilhaftig werden. Es handelt sich hier um Einrichtungen, wie sie in ganz analoger Weise in anderen Abtheilungen des Thierreiches wiederkehren. Wir erinnern nur an die die Kiemenhöhle bedeckende Duplicatur des Hautpanzers der höheren Krebse und an den Kiemendeckel der Fische. — D i e B e z i e h u n g e n z w i s c h e n K i e m e n, M a n t e l u n d S c h a l e b e i d e n M o l l u s k e n s i n d ä u s s e r s t w i c h t i g e, u n d m a n s o l l d i e s e B i l d u n g e n n i e a n d e r s a l s i m i n n i g e n Z u s a m m e n h a n g e b e t r a c h t e n.

Die in der Mantelhöhle liegenden K i e m e n sind paarig und symmetrisch. Wir wollen unentschieden lassen, ob mehrere Paare solcher Kiemen oder ob nur zwei Kiemen anzunehmen sind. In letzterem Falle müssten wir uns vorstellen, dass je eine Kieme im hinteren Theile der jederseitigen Mantelhöhle liegt. Im ersteren Falle hätten wir es jederseits mit einer Reihe hintereinander liegender Kiemen zu thun.

Eine jede Kieme ist ihrer Form nach einer Feder vergleichbar, mit einem Schaft und zahlreichen zweizeilig angeordneten Seitenfiederchen. Der Schaft erhebt sich frei vom Rumpfe in die Mantelhöhle. In unmittelbarer Nähe der Basis einer jeden Kieme liegt ein als Geruchsorgan gedeutetes Sinnesorgan, ein O s p h r a d i u m. Eine solche Kieme mit einem Osphradium nahe ihrer Basis hat einen ganz bestimmten morphologischen Werth. Um sie von analogen, aber nicht homologen Athmungsorganen oder Kiemen, die bei gewissen Mollusken vorkommen, zu unterscheiden, hat man sie als C t e n i d i u m bezeichnet.

Der Kopf trägt ein Paar Tentakel und ein Paar Augen. An seiner Vorder- und Unterseite liegt der Mund. Die übrigen Oeffnungen innerer Organe liegen am hinteren Ende des Rumpfes über dem Fusse. In der Mittellinie liegt hier der After, und auf jeder Seite desselben, zwischen ihm und dem Ctenidium der betreffenden Seite (wenn wir annehmen, dass nur ein Paar Ctenidien vorhanden sei), finden sich zwei Oeffnungen, nämlich eine für die Geschlechtsorgane und eine für die Niere (Nephridium).

Fig. 50.




Fig. 51.

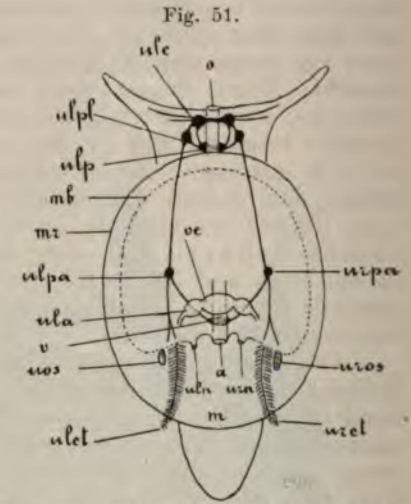



Fig. 50. **Urmollusk,** Schema, von der linken Seite. *o* Mund, *k* Kopf, *sm* Schalenmuskel, *oso* obere Schalenöffnung, *a* Anus, *n* Nierenöffnung, *mh* Mantelhöhle, *ct* Ctenidium, *f* Fuss.

Fig. 51. **Hypothetisches Urmollusk,** von oben. *o* Mund, *ulc, ulpl, ulp* ursprünglich linkes Cerebral-, Pleural- und Pedalganglion, *ulpa, urpa* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Parietalganglion, *ula* ursprünglich linker Vorhof des Herzens, *uos, uros* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Osphradium (Spengel's Organ), *ulct, urct* ursprünglich linkes und rechtes Ctenidium (Kieme), *mb* Mantelbasis, *mr* Mantelrand, *m* Mantelhöhle, *v* Visceralganglion, *ve* Herzkammer, *a* Anus, *uln, urn* ursprünglich linke und ursprünglich rechte Nierenöffnung.

Wenn hier eine besondere Geschlechtsöffnung und eine besondere Nierenöffnung auf jeder Seite angenommen werden, soll damit nur das Verhalten der grossen Mehrzahl der heute lebenden Mollusken illustrirt werden. Thatsächlich wird das Urmollusk wohl zwischen After und Ctenidium jederseits nur eine Oeffnung besessen haben, nämlich für die Niere; die Nephridien übernahmen die Ausleitung der Geschlechtsproducte, ein Verhalten, das heute noch bei den Solenogastres, den Scaphopoden, gewissen primitiven Gastropoden und Lamellibranchiern besteht. In den oben gegebenen Schemata ist nur eine Oeffnung dargestellt.

Alle diese Oeffnungen werden vom Mantel bedeckt, liegen also in der Mantelhöhle. Wir finden also, um zu recapituliren, im hinteren Theile der Mantelhöhle 2 Ctenidien, 2 Osphradien und 5 Oeffnungen, nämlich die mediane Afteröffnung und die paarigen symmetrischen Geschlechts- und Nephridialöffnungen. Alle diese Theile bilden zusammen den pallialen Organcomplex.

Ich will jetzt kurz die innere Organisation charakterisiren. Der Darmkanal. Der Mund führt in einen musculösen Pharynx, mit hornigen Kiefern. An seinem Boden liegt ferner eine Reibplatte, Zunge oder Radula genannt, welche in mehreren hintereinander liegenden Querreihen spitze, chitinige Zähnchen trägt. In den Pharynx münden

paarige Speicheldrüsen. Der Pharynx setzt sich durch einen Oesophagus in einen Mitteldarm fort, welcher — wir wollen annehmen unter Bildung von Windungen — den Körper von vorn nach hinten durchzieht, um hinten vermittelst eines sehr kurzen Enddarmes durch den medianen After nach aussen zu münden. Der Mitteldarm besitzt ansehnliche paarige, drüsige Ausstülpungen (Mitteldarmdrüse, Verdauungsdrüse, Hepatopancreas, Leber).

Musculatur. Kräftige Musculatur des Fusses, in der für die Kriechbewegung geeigneten Anordnung. Muskeln, welche von der Unterseite der Schale in den Fuss und zum Kopfe verlaufen (Spindelmuskel, Schalenmuskel). Musculatur der einzelnen Organe.

Nervensystem. Zwei wohlentwickelte Gehirnganglien (Cerebralganglien) liegen dorsalwärts im Kopfe und sind miteinander durch eine kurze, über den Oesophagus verlaufende Quercommissur, die Cerebralcommissur, in Verbindung gesetzt. Von jedem Cerebralganglion gehen zwei kräftige, in ihrer ganzen Länge mit Ganglienzellen versehene Nervenstämme ab, welche den Körper von vorn nach hinten seiner ganzen Länge nach durchziehen. Es finden sich also 2 Paar solcher Längsstämme. Die zwei Stämme des einen Paares, die Pedalstränge, verlaufen rechts und links im Fusse; die zwei des anderen Paares, die Visceralstämme, liegen mehr dorsalwärts und sind tiefer gelagert, indem sie in der Leibeshöhle verlaufen. Die beiden Visceralstämme verbinden sich hinten miteinander.

Würden wir die Amphineuren und Diotocardier nicht kennen, so würden wir folgendes modificirte Bild des Nervensystems entwerfen: 2 Cerebralganglien, 2 Pedalganglien, 2 zu Seiten des Pharynx liegende Pleuralganglien, 2 im hinteren Theile der Leibeshöhle liegende Visceralganglien. Bezeichnen wir die die Ganglien einer und derselben Körperseite, also ungleichnamige Ganglien verbindenden Nerven mit dem Namen von Connectiven, und die Nerven, welche die gleichnamigen Ganglien der beiden Körperseiten verbinden, mit dem Namen Commissuren, so können wir folgendes Schema des Systems der Connective und Commissuren aufstellen. Commissuren existiren: 1) zwischen den beiden Cerebralganglien (über dem Vorderdarm), 2) zwischen den beiden Pedalganglien (unter dem Vorderdarm), 3) zwischen den beiden Visceralganglien (unter dem Enddarm). Es existiren jederseits folgende Connective: 1) Cerebropedalconnective, 2) Cerebropleuralconnective, 3) Pleuropedalconnective, 4) Pleurovisceralconnective.

Es existirt eine mit Endothel ausgekleidete, secundäre Leibeshöhle, welche mindestens in zwei Abschnitte zerfällt. Im vorderen Abschnitt, der Geschlechtskammer, entstehen aus dem Endothel die Geschlechtsproducte. Sie steht durch zwei Kanäle (Leitungswege der Geschlechtsproducte) mit der Mantelhöhle in Verbindung. (Siehe oben die Bemerkung über die Geschlechtsöffnungen.) Im hinteren Abschnitt (dem Herzbeutel oder Pericard) liegt mindestens das Herz. Er steht mit der Mantelhöhle durch zwei Nephridialkanäle oder Nephridialsäcke in Verbindung.

Das Blutgefässsystem ist theilweise lacunär. Das Herz ist arteriell und liegt im Pericard über dem Enddarm. Es besteht aus der Kammer und zwei seitlichen Vorhöfen.

## II. Uebersicht der äusseren Organisation. Zur Orientirung innerhalb der Hauptgruppen der Mollusken.

Nachdem im vorhergehenden Abschnitt ein allgemeines Schema der Molluskenorganisation gegeben worden ist, empfiehlt es sich, zu untersuchen, wie sich die verschiedenen Molluskenabtheilungen in ihrer äusseren Organisation zu diesem Schema verhalten. Dabei wollen wir bei jeder Gruppe zunächst nur diejenigen Merkmale hervorheben, die nach dem gegenwärtigen Stande der Forschung als für die betreffende Klasse typisch, als charakteristisch gelten können. Mit anderen Worten, wir wollen für jede Molluskenklasse wieder ein Schema der äusseren Organisation der zu ihr gehörigen Formen zu entwerfen versuchen, damit diese specielleren Schemata mit dem allgemeinen Schema der Molluskenorganisation verglichen werden können. Weiteren Abschnitten bleibt es vorbehalten, jedes einzelne der für die äussere Morphologie in Betracht kommenden Organe nicht nur durch die verschiedenen Klassen hindurch, sondern auch innerhalb einer und derselben Klasse in seinen verschiedenen Gestaltungsformen zu verfolgen.

### A. Amphineura.

#### Placophora (Chitonidae).

Der Körper der Placophoren ist bilateral-symmetrisch, von der Rücken- oder Bauchfläche betrachtet, länglich-oval, dorsoventral abgeplattet. Auf der Bauchseite findet sich ein ansehnlicher musculöser Fuss mit flacher Sohle, dessen Konturen annähernd denen des Körpers parallel laufen. Vor dem Fuss setzt sich ebenfalls an der Unterseite des Körpers ein Kopfabschnitt (Schnauze) ab, der in der Mitte seiner ventralen Fläche die Mundöffnung trägt. Augen und Tentakel fehlen am Kopfe. Zwischen der peripheren Zone des Körpers (Mantel) einerseits, dem Fusse und Kopf andererseits findet sich eine Furche. Im Grunde dieser Furche finden sich zahlreiche lanzettförmige Kiemen, die jederseits in einer Reihe angeordnet sind. Die beiderseitigen Reihen stossen entweder vorn und hinten fast zusammen, so dass ein fast completer Kranz von Kiemen um den Fuss herum zu Stande kommt, oder sie verkürzen sich jederseits in verschieden hohem Maasse, bis schliesslich bei gewissen Formen die Kiemenreihe jederseits nur das hintere Drittel der Kiemenfurche besetzt. Der After liegt am hinteren Körperende in der Medianlinie, ventralwärts unmittelbar hinter dem Fusse. Die beiden äusseren Oeffnungen der Ausführungsgänge der Nephridien haben ihre Lage in der Kiemenrinne, rechts und links neben und etwas vor dem After. Die beiden Geschlechtsöffnungen finden sich dicht vor den Nephridialöffnungen, ebenfalls in der Kiemenrinne.

Die mittlere Zone des Rückens wird bedeckt von 8 hintereinander liegenden kalkigen Schalenstücken, die dachziegelförmig übereinander grei-

Fig. 52. **Schematische Darstellung einiger Chitoniden**, von der Ventralseite. *m* Mantel, *o* Mund, *k* Schnauze, *f* Fuss, *ct* Ctenidien, *a* Anus.

fen. Die periphere Region aber — zwischen dem Rande des Körpers und den Schalenstücken — trägt Kalkstacheln, Kalkknollen etc. Sie entspricht der peripheren Region auf der Bauchseite, deren innerer Theil die Kiemenfurche begrenzt, und kann als Mantel bezeichnet werden. Vergl. Fig. 52, sowie die Figg. 1 und 138.

### Aplacophora (Solenogastres).

Der Körper der Solenogastres ist bilateral-symmetrisch, wurmförmig, mit rundem Querschnitt, bald gestreckt und schlank, bald ansehnlich verkürzt, gedrungen. Die grosse Mundöffnung liegt in Form einer Längsspalte an der Ventralseite des vorderen Körperendes, oder, wie bei Chaetoderma, als Querspalte am vorderen Körperpol. Ventralwärts, seltener terminal am hinteren Körperende liegt die Kloakenöffnung (gemeinsame Oeffnung für den Darm und den Urogenitalapparat). In der Mittellinie der Bauchseite verläuft eine enge Furche, welche hinten in die Kloakenöffnung mündet, vorn in kurzer Entfernung vor der Mundöffnung aufhört. Am Boden dieser Fussfurche erhebt sich eine bewimperte, auf dem Querschnitt dreieckige Leiste oder Falte, welche in der ganzen Länge der Fussfurche verläuft: der reducirte Fuss. Bei Chaetoderma fehlt sowohl der Fuss als die Fussfurche. Eine gesonderte, compacte Schale fehlt den Solenogastriden und wird ersetzt durch der Haut eingelagerte Kalkspicula. Siehe Fig. 2.

### B. Gastropoda (Cephalophora).

Trotzdem an der Zusammengehörigkeit der zu dieser Klasse vereinigten Mollusken kaum gezweifelt werden kann, ist es doch fast unmöglich, die ganze Klasse ihrer äusseren Morphologie nach zu charakterisiren. Die Körpergestalt im Allgemeinen zeigt die grössten Verschiedenheiten. Der Körper ist bald äusserlich bilateral-symmetrisch, bald in hohem Grade asymmetrisch. Abgesehen davon sind Formen wie z. B. Fissurella, Oliva, Turritella, Cleodora, Pterotrachea, Phyllirhoë, Limax, Pleurobranchus, Tethys etc., äusserlich so verschieden, dass man auf den ersten Blick nicht an ihre Verwandtschaft glauben würde. Die Schale kann vorhanden und dann ausserordentlich mannigfaltig geformt sein, oder sie ist rudimentär, oder sie fehlt im erwachsenen Zustande gänzlich. Auch der Fuss tritt in den verschiedensten Formen auf und kann sogar ebenfalls fehlen. Dasselbe gilt von der Mantelfalte, den Kiemen etc.

Im Allgemeinen, von den ganz einseitig differenzirten Formen abgesehen, kann man sagen, dass die Gastropoden die ihren Körper schützende, aus einem Stück bestehende Schale in ausgiebiger Weise derart ausnutzen, dass der die Eingeweide enthaltende dorsale Körpertheil eine sackförmige Gestalt (Eingeweidesack) annimmt, sich vom Fuss und Kopf fast bruchsackartig abschnürt, sich zum Zwecke der Oberflächenverkleinerung spiralig aufrollt und mit einer seine Gestalt wiederholenden Schale umgiebt, in welche der bei der freien Locomotion aus der Oeffnung der Schale hervortretende Kopf und Fuss zurückgezogen werden können. Der ansehnliche gestreckte Fuss besitzt meist eine flache Kriechsohle. Der Kopf ist deutlich abgesetzt, mit Tentakeln und Augen ausgestattet. An irgend einer Stelle des Körpers bildet das Integument des Eingeweidesackes eine gegen den unteren Rand desselben herabhängende Mantelfalte, welche die

Athmungsorgane deckt und schützt und an ihrer äusseren Oberfläche, gleich dem übrigen Integumente des Eingeweidesackes, an der Bildung der Schale oder des Gehäuses theilnimmt.

Es empfiehlt sich nun, für die Hauptgruppen der Gastropoden besondere Schemata der äusseren Organisation zu entwerfen.

## Prosobranchia.

Der ansehnliche Eingeweidesack ist in einer meist rechts gewundenen Spirale aufgerollt, desgleichen natürlich die Schale. Der wohlentwickelte Fuss mit platter Kriechsohle. Auf der Rückenseite des hinteren Fusstheiles eine kalkige Platte, der Deckel (Operculum), welcher, wenn das Thier den Kopf und den Fuss zurückzieht, die Mündung des Gehäuses verschliesst. Die Mantelfalte hängt an der Vorderseite des Eingeweidesackes herunter. Sie bedeckt die geräumige Kiemen- oder Mantelhöhle, in welcher verschiedene, für die Morphologie der Prosobranchier äusserst wichtige Organe, die Mantelorgane, ihren Platz finden, nämlich bei als ursprünglich zu betrachtenden Formen: 1) der After, der also nicht am Hinterende des Thieres, sondern dem Munde genähert, an der Vorderseite des Eingeweidesackes liegt; 2) die zwei äusseren Mündungen der paarigen Nephridien, zu beiden Seiten des Anus; 3) zwei Kiemen, eine rechte und eine linke; 4) zwei Osphradien in der Nähe der Kiemenbasis. Bei den allermeisten Prosobranchiern werden aber die eben citirten paarigen Organe unpaar, indem sich nur die auf der linken Seite des Anus gelegene Kieme, Nephridialöffnung und das linksseitige Osphradium erhält, während der Enddarm mit dem After auf die rechte Seite der Mantelhöhle rückt. Die unpaare Geschlechtsöffnung liegt auf der rechten Seite, am Kopfe oder auf dem Boden der Mantelhöhle. (Die Prosobranchier sind getrenntgeschlechtlich.) Dadurch, dass ursprünglich paarige Organe, wie die Kiemen, Nephridien und Osphradien, unpaar und asymmetrisch werden, wird die Asymmetrie des ganzen Körpers eine recht auffällige. Prosobranchier heissen die Thiere, weil die Kiemen vor dem Herzen liegen. Vergl. die Schemata Fig. 53 und Fig. 54.

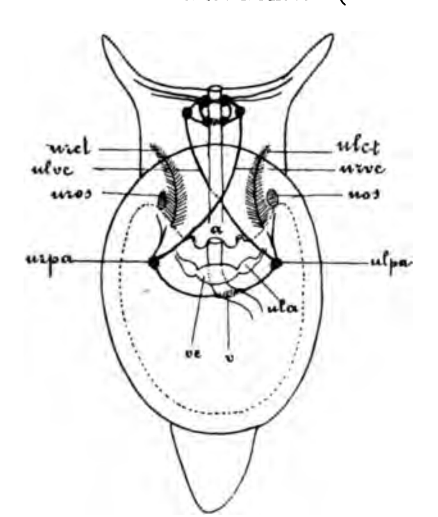



Fig. 53. **Schema der Organisation eines zygobranchiaten Diotocardiers.** *urct* linkes (ursprünglich rechtes) Ctenidium, *ulct* rechtes (ursprünglich linkes) Ctenidium, *ulvc*, *urvc* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Pleuroparietalconnectiv, *uros* linkes, *uos* rechtes Osphradium, *urpa* linkes, *ulpa* rechtes Parietalganglion, *a* Anus, *ve* Herzkammer, *ula* rechter Vorhof, *v* Visceralganglion.

## Pulmonata.

Typus: Helix pomatia. Der Eingeweidesack ist wohlentwickelt, vom übrigen Körper deutlich bruchsackartig abgesetzt, in rechtsge-

wundener Spirale aufgerollt, mit einer entsprechenden Schale. Fuss gross, gestreckt, mit flacher Kriechsohle. Kopf mit zwei Paar Fühlern, von denen das eine die Augen trägt. Die Mantelfalte hängt an der Vorderseite des Eingeweidesackes herunter und bedeckt eine geräumige Mantelhöhle (Athemhöhle, Lungenhöhle). Der freie Rand der Mantel-

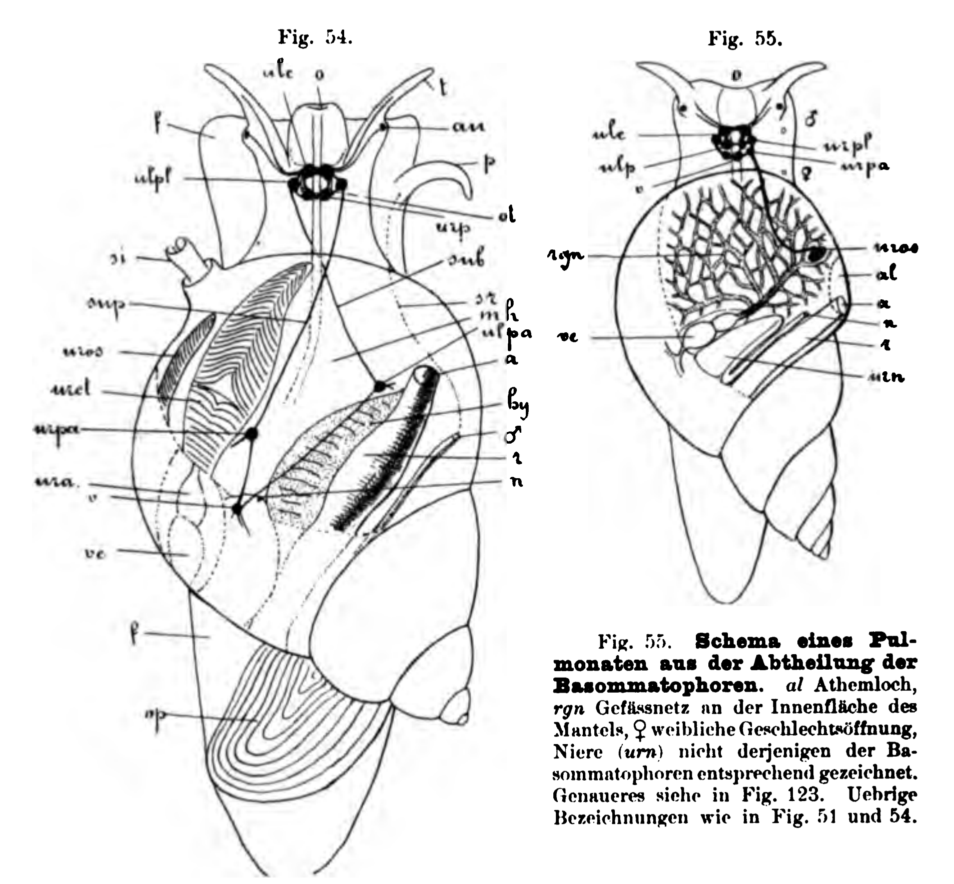



Fig. 55. **Schema eines Pulmonaten aus der Abtheilung der Basommatophoren.** *al* Athemloch, *rgn* Gefässnetz an der Innenfläche des Mantels, ♀ weibliche Geschlechtsöffnung, Niere (*urn*) nicht derjenigen der Basommatophoren entsprechend gezeichnet. Genaueres siehe in Fig. 123. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 51 und 54.

Fig. 54. **Schematische Darstellung eines Prosobranchiaten aus der Abtheilung der Monotocardier.** Berücksichtigt sind die äussere Form, die Schale, der Mantel, der Pallialcomplex, das Herz und Pericard, das Nervensystem und das Operculum. Die meisten Bezeichnungen wie in Fig. 51. Ausserdem: *f* Fuss, *si* Sipho, *sup*, *sub* Supra- und Subintestinalconnectiv, *op* Operculum, *ot* Gehörorgan, *p* Penis, *sr* Samenrinne, *mh* Mantelhöhle, *hy* Hypobranchialdrüse, ♂ männliche Geschlechtsöffnung, *r* Rectum, *n* Nierenöffnung, *au* Auge, *t* Tentakel.

falte verwächst mit dem benachbarten Integumente des Nackens bis auf eine rechts gelegene unverwachsene Stelle, das Athemloch, das zum Ein- und Austritt der Luft in die Athemhöhle dient. Der After und die unpaare äussere Nephridialöffnung liegen in nächster Nähe des Athemloches, also rechtsseitig. Die Mantelhöhle entbehrt der Kiemen, sie ist mit Luft erfüllt. Die Athmung geschieht an der inneren Oberfläche der Mantelfalte, an der sich ein zierliches Netz von Gefässen ausbreitet, das vor dem Herzen liegt. Der Fuss besitzt im Gegensatz

zu den Prosobranchiern keinen Deckel. Gemeinsame Geschlechtsöffnung (die Pulmonaten sind Hermaphroditen) rechts am Nacken vor dem Athemloch.

Zahlreiche Pulmonaten weichen in ihrer äusseren Organisation sehr stark von dem Typus Helix ab. Vergl. das Schema Fig. 55.

## Opisthobranchia.

Die Athmungsorgane liegen hinter dem Herzen.

### a) Tectibranchia.

Der Eingeweidesack ist gewöhnlich nicht umfangreich. Er kann spiralig aufgerollt oder auch symmetrisch sein und ist von einer verschieden gestalteten Schale bedeckt. Der Fuss ist gross, gewöhnlich mit flacher Kriechsohle. Der Kopf verschieden gestaltet, oft mit Tentakeln oder Rhinophoren und mit ungestielten Augen. Die unansehnliche Mantelfalte hängt an der rechten Seite des Eingeweidesackes herunter und vermag häufig nicht die unter ihr liegende unpaare Kieme ganz zu bedecken. After in grösserer oder geringerer Entfernung hinter der Kieme. Geschlechtsöffnung (die Tectibranchier sind wie alle Opisthobranchier Hermaphroditen) und äussere Nephridialöffnung auf der rechten Körperseite vor dem After.

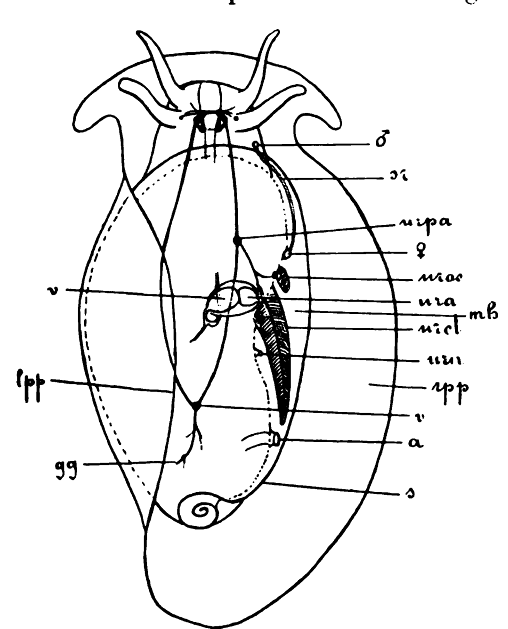



Fig. 56. **Schema eines Opisthobranchiaten aus der Abtheilung der Tectibranchia.** Bezeichnungen wie früher. Ausserdem: *gg* Ganglion genitale, *s* Schale, ♀ weibliche Genitalöffnung, *lpp*, *rpp* linker und rechter Parapodiallappen, der rechte auf die Seite gelegt.

### b) Nudibranchia.

Der Körper ist äusserlich symmetrisch, der Eingeweidesack nicht bruchsackartig vom Körper abgesetzt, sondern dem mit einer flachen Kriechsohle versehenen Fusse in seiner ganzen Länge aufgelagert und von ihm oft nicht deutlich abgesetzt. Eine deutliche Mantelfalte und eine derjenigen der Tectibranchier entsprechende Kieme fehlt ebenso wie die Schale. Der Kopf ist mit Tentakeln oder Rhinophoren und ungestielten Augen ausgestattet. Der After liegt entweder in der dorsalen Mittellinie oder rechts seitlich. Geschlechtsöffnung und Nierenöffnung auf der rechten Körperseite vor dem After. Die Kiemen finden sich in sehr verschiedener Form, Zahl und Anordnung auf dem Rücken oder an den Seiten des Körpers und haben mit dem typischen Molluskenctenidium morphologisch nichts gemein.

## C. Scaphopoda.

Körper symmetrisch, langgestreckt, d. h. Eingeweidesack in dorsoventraler Richtung verlängert, vom röhrenförmigen Mantel complet eingehüllt. Die Mantelhöhle liegt hinten am Körper und verlängert sich ventralwärts noch so weit, dass die Schnauze und der zurückgezogene Fuss vollständig in ihr geborgen liegt. Die Mantelhöhle steht ausser durch die grössere ventrale Oeffnung noch durch eine dorsale engere Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung. Schale wie der Mantel

Fig. 57.

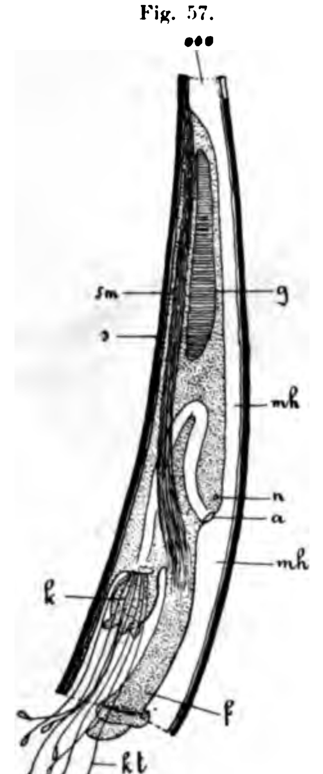



Fig. 58.

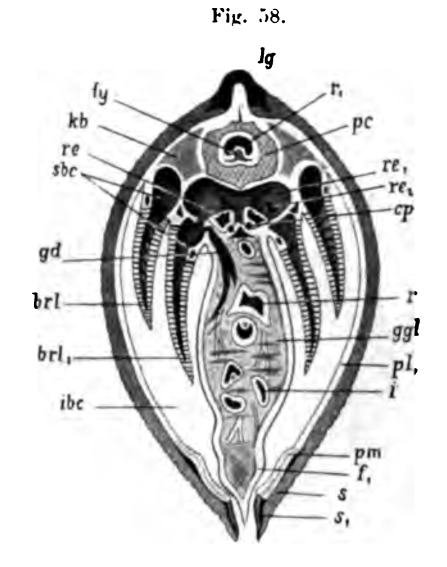



Fig. 57. **Dentalium**, schematisch, von der linken Seite. *g* Geschlechtsdrüse, *kt* Kopftentakel. Uebrige Bezeichnungen wie früher.

Fig. 58. **Querschnitt durch Anodonta cygnea (gewöhnliche Süsswassermuschel)**, nach G.! B. Howes, Atlas of biol. *lg* Ligament, *ty* Typhlosolis, *kb* Pericardialdrüse (Keber's Organ), *re* Niere (drüsiger Theil), *sbc* Kammern an der Kiemenbasis, *gd* Ausführungsgang der Gonade, *brl*, $brl_2$ äussere und innere Kiemenlamelle, *ibc* Mantelhöhle, *s* Schale mit Schalenrand $s_1$, $f_1$ Fuss, *pm* Muskel des Mantelrandes, *i* Darm, $pl_1$ rechte Mantelfalte, *ggl* Gonade, *r* Rectum, *cp* Cerebropedalconnectiv, $re_1$ nicht-drüsiger Raum der Niere, $re_2$ Nierenöffnung, *pc* Pericard.

röhrenförmig oder besser hoch-kegelförmig, etwas nach vorn gekrümmt, mit, den Mantelöffnungen entsprechenden, grösserer ventraler und kleinerer dorsaler Oeffnung. Der als tonnenförmige Schnauze entwickelte Kopfabschnitt entbehrt der Augen. Die an seinem ventralwärts gerichteten Ende gelegene Mundöffnung ist von einem Kranz von blattförmigen Tentakeln umgeben. An der Basis der Schnauze erheben sich zwei Quasten langer, fadenförmiger, contractiler Tentakel, welche nach unten in die Mantelhöhle herunterhängen und aus der ventralen Mantelöffnung weit vorgestreckt werden können. Hinter der Schnauze entspringt vom Körper der cylindrische, musculöse, nach unten vorstreckbare Fuss. Kiemen fehlen. Der After liegt hinten,

median über dem Fuss. Die beiden Nephridialöffnungen zu beiden Seiten des Afters. Besondere Geschlechtsöffnungen fehlen (Fig. 57 und 176).

## D. Lamellibranchia.

Der Körper ist bilateral-symmetrisch, von vorn nach hinten etwas verlängert. Das Integument bildet an der rechten und an der linken Seite eine Mantelfalte, welche blattartig ventralwärts weit auswächst, während ihre Basis sich am Rumpfe in seiner ganzen Länge befestigt. Betrachtet man den von der Schale losgelösten Körper einer Muschel von der Seite, so werden die Konturen desselben bei zurückgezogenem Fusse gebildet: dorsalwärts von der dorsalen Mittellinie des Rumpfes, vorn, hinten und unten von dem freien Rande der Mantelfalte. Beide

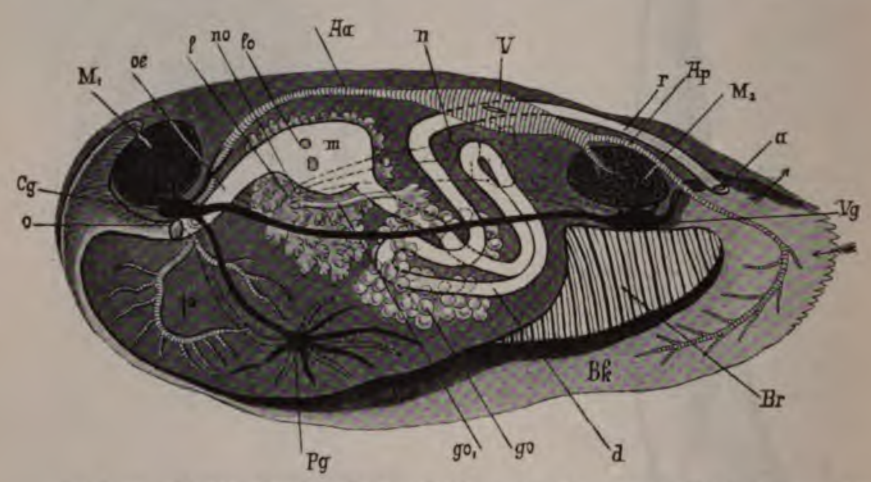



Fig. 59. **Anatomie von Unio (Margaritana) margaritiferus**, von der linken Seite, nach LEUCKART und NITSCHE. *o* Mund, *Cg* Cerebralganglion, $M_1$ vorderer Schliessmuskel, *oe* Oesophagus, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *no* Nephridialöffnung, *lo* Oeffnungen der Verdauungsdrüse in den Magen *m*, *Aa* Aorta anterior, *n* Nephridium, Konturen durch punktirte Linien angegeben, *V* Herz, *r* Enddarm, *Ap* Aorta posterior, $M_2$ hinterer Schliessmuskel, *a* After, *Vg* Visceralganglion, *Br* Kieme, *Bk* Mantelhöhle, *d* Darm, *go* Gonade mit Ausführungsgang $go_1$, *Pg* Pedalganglion, *p* Fuss. Die Pfeile deuten die Richtung an, in welcher das Wasser in die Mantelhöhle ein- und aus ihr austritt.

Mantelfalten begrenzen zusammen einen Raum, dessen grösster Querdurchmesser fast immer bedeutend kürzer ist als der dorsoventrale oder der Längsdurchmesser, d. h., das Thier mit dem Mantel ist seitlich zusammengedrückt. In die erwähnte Mantelhöhle ragt vom Rumpfe herunter ein grosser, etwas nach vorn gerichteter, musculöser Fortsatz, der zwischen den freien Mantelrändern vorgestreckt werden kann, der Fuss. Auch der Fuss ist seitlich abgeplattet. Sein freies Ende ist in gewissen Fällen, die, obschon die Ausnahme bildend, besonders hervorgehoben zu werden verdienen, abgeplattet, d. h. er besitzt dann eine flache Sohle. Der Rumpf mit seinen zwei Mantelfalten sondert an der äusseren Oberfläche eine zweiklappige Schale ab, welche den ganzen Körper bedeckt. Die eine Schalenklappe liegt rechts, die andere links von der Medianebene. Beide sind einander spiegelbildlich gleich. Eine jede hat dieselben Umrisse wie der Rumpf mitsammt

der Mantelfalte ihrer Körperseite. Die beiden Schalenklappen articuliren mit einander am Rücken und klaffen vorn, unten und hinten. Zwei starke Muskeln (Adductoren, Schliessmuskel der Schale) verlaufen quer von der einen Schalenklappe zur gegenüberliegenden. Sie dienen bei ihrer Contraction zum vollständigen Verschliessen der Schale. Der eine liegt vorn, der andere hinten am Rumpfe. Beide erzeugen an der Innenfläche der Schalenklappen, wo sie sich anheften, Eindrücke, die an losgelösten Schalen immer deutlich zu erkennen sind.

Der Mund liegt unter dem vorderen Schliessmuskel, zwischen diesem und der vorderen Basis des Fusses. Der After liegt hinter dem hinteren Schliessmuskel. Ein gesonderter Kopfabschnitt fehlt. Jederseits neben dem Mund trägt der Rumpf zwei blattförmige Fortsätze, die Mundlappen. An der Insertionslinie des Fusses, in der Mantelhöhle, verläuft jederseits am Rumpfe in seinem mittleren und hinteren Theile eine Längsleiste, auf welcher in zwei Längsreihen zahlreiche lange Kiemenblättchen sich erheben. Es liegt also jederseits in der Mantelhöhle eine Kieme, von der Gestalt einer Feder, deren Schaft der Länge nach am Körper befestigt wäre (siehe besonders Fig. 58, 59, 130 u. a.).

Die äussere Organisation kann sich in den verschiedenen Abtheilungen der Lamellibranchier sehr weit von diesem Schema entfernen.

## E. Cephalopoda.

Der Körper ist bilateral-symmetrisch. Der Eingeweidesack ist gross, häufig in dorsoventraler Richtung stark verlängert, mehr oder weniger deutlich abgesetzt von dem Kopfe, der seinerseits von dem in eigenthümlicher Weise umgestalteten Fusse allseitig zur Bildung eines Kopffusses umwachsen ist. Der Fuss ist nämlich in verschieden zahlreiche Fortsätze (Arme, Tentakel) ausgezogen, die den Mund in einem Kranze umstellen und die hauptsächlich zum Erhaschen und Festhalten der Beute dienen. Man muss den Körper eines Cephalopoden so orientiren, dass die Spitze des Eingeweidesackes (die ein Laie für das hintere Körperende halten würde) zu oberst liegt, also den höchsten Punkt des Rückens bildet, der Kopf mit seinen Fangarmen aber zu unterst liegt. Man kann also am Eingeweidesack sowohl als an dem mit dem Kopfe vereinigten, in die Fangarme ausgezogenen Fusse ein Vorn (dem Laien ist das oben), ein Hinten (dem Laien ist das unten), ein Rechts und Links unterscheiden. Dem in die vergleichende Anatomie der Mollusken nicht Eingeweihten wird diese Art der Orientirung deshalb anfangs paradox erscheinen, weil die normale Stellung einiger bekannter Cephalopoden im Wasser damit nicht übereinstimmt. Eine Sepia z. B. schwimmt so im Wasser oder liegt so auf dem Grunde, dass die vordere, stärker pigmentirte Seite des Eingeweidesackes und des Kopffusses oben, die hintere unten liegt. Beistehende schematische Zeichnung dient zur morphologischen Orientirung des Körpers. Vergleichend-anatomisch ist diese natürlich allein maassgebend (Fig. 60).

Am Kopffuss befindet sich rechts und links ein hoch entwickeltes Auge und in seiner Nähe eine Geruchsgrube.

Die Mantelfalte hängt hinten vom Eingeweidesack herunter und bedeckt eine geräumige Mantel- oder Kiemenhöhle, die über dem

Kopffuss am freien Rande der Mantelfalte durch die Mantelspalte mit der Aussenwelt communicirt. Im Grunde der Mantelhöhle finden sich 2 oder 4 symmetrisch angeordnete Kiemen. In die Mantelhöhle öffnen sich ferner der median gelegene After und die Oeffnungen der Geschlechtsorgane und Nephridien. An der hinteren und unteren Seite des Eingeweidesackes erheben sich zwei symmetrisch gestaltete Lappen, die sich so aneinanderlegen, dass sie zusammen ein Rohr bilden, den sogenannten Trichter, dessen eine Oeffnung in der Mantelhöhle liegt, während die andere ausserhalb der Mantelhöhle unter der Mantelspalte frei zu Tage tritt. Das Athemwasser, das in die Mantelhöhle durch die Mantelspalte eingedrungen ist, gelangt durch die in der Mantelhöhle liegende Oeffnung des Trichters in diesen letzteren hinein und durch dessen untere frei liegende Oeffnung wieder nach aussen. Den Weg des Trichters benutzen auch die Fäcalmassen, die Excrete und Geschlechtsproducte und das Secret des Tintenbeutels, um den Körper zu verlassen.

Ursprünglich besassen wohl alle Cephalopoden eine Schale, welche den ganzen Eingeweidesack mitsammt der Mantelfalte bedeckte. Bei den heute lebenden Cephalopoden ist die Schale selten in dieser Weise entwickelt, vielmehr meist rudimentär oder gänzlich in Wegfall gekommen. Die lebenden Cephalopoden zerfallen in zwei scharf getrennte Abtheilungen, die Tetrabranchia und die Dibranchia.

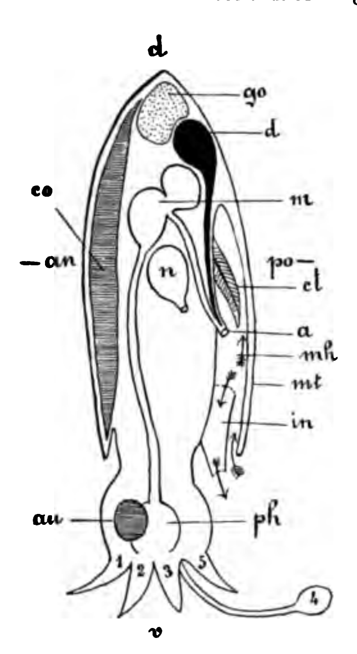



Fig. 60. **Schema von Sepia,** Medianschnitt von der linken Seite. *v* ventral (physiologisch vorn), *d* dorsal (physiologisch hinten), *an* vorn (physiologisch oben), *po* hinten (physiologisch unten), *1, 2, 3, 4, 5* die 5 Arme der linken Seite, *au* Auge, *co* innere Schale, *go* Gonade, *d* Farbstoffdrüse = Tintenbeutel, *m* Magen, *n* Niere, *ct* Kieme (Ctenidium), *a* After, *mh* Mantelhöhle, *mt* Mantel, *in* Trichter, *ph* Pharynx. Die Pfeile bezeichnen den Weg des Athemwassers.

Die Tetrabranchia (Nautilus, Fig. 61)

besitzen eine in der Symmetrieebene, und zwar nach vorn (exogastrisch), eingerollte Schale, die durch Scheidewände in aufeinander folgende Kammern zerfällt. Das Thier sitzt in der grössten, letzten Kammer. Die übrigen Kammern enthalten Gas. Die Scheidewände, welche die aufeinander folgenden Kammern trennen, sind in ihrer Mitte durchbohrt zum Durchtritt eines Sipho, welcher alle Kammern durchzieht und sich am Eingeweidesack des Nautilus befestigt. Der Theil des Fusses, welcher den Mund umgiebt, ist in zahlreiche Tentakel ausgezogen, welche in besondere Scheiden zurückgezogen werden können.

Der vorderste Theil des Fusses, der vor und über dem Kopfe liegt, ist zu einem concaven Lappen, der sogenannten Kopfkappe, verbreitert, welche dem vorderen Theil der Wohnkammer der Schale aussen anliegt und welche bei zurückgezogenen Tentakeln die Mündung der

Schale verschliessen kann. Die Kopfkappe trägt, oder besser gesagt, entspricht 2 Tentakeln sammt ihren enorm vergrösserten Scheiden. Jederseits am Kopfe liegt das Auge mit einem über und einem unter demselben befindlichen Tentakel. In der Nähe findet sich auf jeder Seite ein Geruchsorgan. (Fig. 42, 182 und 183.)

Die Mantelfalte geht über dem Kopffuss um den ganzen Körper herum. Zu Seiten des Körpers ist sie nur kurz, vorn und oben aber bildet sie einen ansehnlichen Lappen, welcher in der in der Fig. 42 (*i*) dargestellten Weise auf die Schale zurückgeschlagen ist. Hinten bedeckt die Mantelfalte eine sehr tiefe, die ganze hintere Seite des Eingeweidesackes einnehmende Mantelhöhle. Der Trichter besteht aus zwei völlig getrennten seitlichen Lappen (Epipodiallappen), von denen der eine mit seinem freien Rande sich so über den freien Rand des anderen hinwegschiebt, dass beide eine unten und oben offene Röhre bilden, ähnlich einem von einem Blattwickler zusammengerollten Pflanzenblatte. Wie wir später sehen werden, stellt dieser Trichter einen Theil des Fusses dar. In der Tiefe der Mantelhöhle erheben sich auf dem Eingeweidesack zwei Paar federförmige Kiemen, ein oberes und ein unteres Paar. Ferner finden sich hier 9 Oeffnungen innerer Organe, eine unpaare Oeffnung in der Mitte: die Afteröffnung, und paarige Oeffnungen: nämlich die 2 Oeffnungen der Geschlechtsorgane, die 4 Oeffnungen der Nephridien und die 2 Visceropericardialöffnungen. Die Lage dieser Oeffnungen illustriren die Abbildungen Fig. 131 und 132.

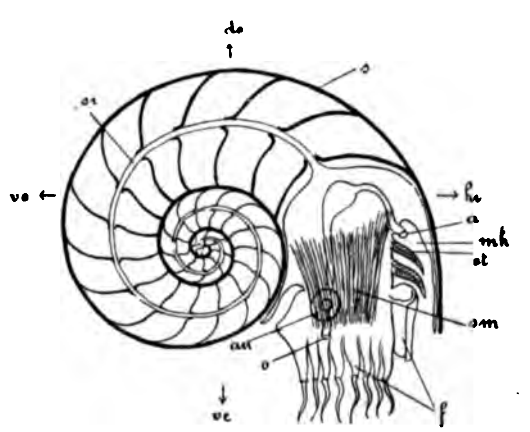



Fig. 61. **Schema von Nautilus**, von der linken Seite. *ve* ventral, *do* dorsal, *vo* vorn, *hi* hinten, *f* Fuss (Tentakel + Trichter), *sm* Schalenmuskel, *ct* Ctenidien, *mh* Mantelhöhle, *a* After, *s* Schale, *si* Sipho, *au* Auge, *o* Mund. Vergleiche auch das Schema Fig. 133.

## Die Dibranchia

besitzen — mit Ausnahme des Weibchens von Argonauta, welchem eine äussere ungekammerte Schale zukommt — entweder nur eine innere Schale, welche an der Vorderseite des Eingeweidesackes, von einer Duplicatur des Integumentes bedeckt, liegt, oder sie besitzen überhaupt keine Schale. Der Eingeweidesack ist bald plump, beutelförmig — bei den Formen mit vorwiegend kriechender Lebensweise (Fig. 48) — bald in dorsoventraler Richtung stark verlängert, von vorn nach hinten abgeplattet, oben zugespitzt auslaufend — bei den guten Schwimmern (Fig. 45). Bei diesen ist er überdies meist von einem flossenartigen Hautsaume umgürtet, welcher die Grenze zwischen der vorderen und hinteren Seite des Eingeweidesackes markirt.

Der Kopffuss ist meist vom Eingeweidesack deutlich abgesetzt, er

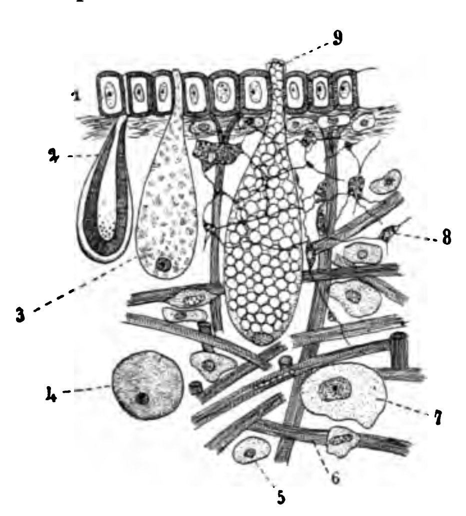
trägt rechts und links die wohlentwickelten Augen. Den Mund umstellen 8 oder 10 Fangarme, die an ihrer unteren, dem Munde zugekehrten Seite mit Saugnäpfen besetzt sind.

Die Mantelfalte bedeckt fast die ganze hintere Fläche des Eingeweidesackes, so dass hier eine sehr tiefe und geräumige Mantelhöhle zu Stande kommt. Auf die Seitentheile und auf die Vorderseite des Eingeweidesackes setzt sich die Mantelfalte nur als wenig breiter Saum fort, der unmittelbar über dem Kopffuss eine nicht tiefe Rinne oder Furche bedeckt.

Die beiden Seitenlappen des Trichters der Tetrabranchier sind bei den Dibranchiern an ihren freien Rändern zu einem oben und unten offenen Rohre verwachsen. In der Mantelhöhle liegen nur 2 Kiemen, eine auf der rechten und eine auf der linken Seite. Auf dem Eingeweidesack — immer in der Mantelhöhle — finden wir in der Nähe der oberen Oeffnung des Trichters die Oeffnungen der inneren Organe: After, Mündung des Tintenbeutels, Genital- und Nephridialöffnung. Näheres über Zahl und Lage dieser Oeffnungen weiter unten.

## III. Haut, Mantel, Eingeweidesack.

Den ganzen Körper überzieht ein einschichtiges Körperepithel, welches an den nicht von der Schale bedeckten Theilen überall oder doch in grosser Ausdehnung bewimpert sein kann. Es ist sehr reich an Drüsen, die fast ausschliesslich dem einzelligen Typus angehören und theils im Epithel selbst liegen, theils aus demselben in das darunterliegende Gewebe verlagert sind, ihren Ausführungsgang aber zwischen die Epithelzellen hineinschicken.




Man unterscheidet als Lederhaut die unmittelbar unter dem Körperepithel liegenden Gewebe (Bindegewebe, Muskelfasern). Doch ist diese Lederhaut gegen die tiefer liegenden Gewebe und Organe durchaus nicht scharf abgegrenzt. Das Pigment findet sich fast immer in subepithelialen Bindegewebszellen.

Fig. 62. **Schnitt durch die Haut von Daudebardia rufa,** nach PLATE, 1891. *1* Körperepithel, *2*, *3*, *9* verschiedene Formen einzelliger Drüsen, *4* kuglige Pigmentzellen, *5*, *7* unpigmentirte Bindegewebszellen, *6* Muskelfasern, *8* verästelte und anastomosirende, pigmentführende Bindegewebszellen.

### A. Amphineura.

#### 1. Placophora.

Schema der äusseren Organisation p. 36.

Auf dem Rücken von Chiton finden sich 8[1]) hintereinander liegende Schalenstücke (Fig. 1 und 63), die dachziegelförmig so übereinander greifen, dass der hintere Rand eines Stückes den vorderen Rand des nächst hinteren bedeckt. Jedes Schalenstück besteht aus zwei übereinander liegenden Schichten. Die äussere, d. h. obere, welche am Rücken frei zu Tage tritt, hat den Namen des Tegmentum erhalten, die untere, verborgene heisst Articulamentum. Gewöhnlich ist das Tegmentum nur am vordersten Schalenstück so gross wie das ihm unten anliegende Articulamentum. Bei den folgenden Schalenstücken ist das Articulamentum grösser und ragt seitlich und vorn über das darüber liegende Tegmentum hinaus. Diese zwei Verlängerungen, als Apophysen bezeichnet, schieben sich unter das nächstvorhergehende Schalenstück. Zwischen beiden Schichten findet sich eine Gewebslage, welche eine Fortsetzung des Rückenintegumentes darstellt. Das Tegmentum ist von grösseren und kleineren Kanälen durchsetzt, welche sich an seiner Oberfläche durch in charakteristischer Weise angeordnete Poren öffnen. (Ueber die Beziehungen dieser Kanäle und Poren zu eigenthümlichen Tastorganen und Augen auf der Schale der Chitonen vergleiche das Kapitel: Sinnesorgane.) Das Tegmentum besteht aus einer hornigen oder chitinigen Grundsubstanz, die als Cuticularbildung zu betrachten ist und die mit Kalksalzen imprägnirt ist. Das Articulamentum ist compact, nicht von Kanälen durchsetzt, mit wenig organischer Grundsubstanz und viel Kalksalzen. Es allein entspricht der Schale der übrigen Mollusken, während das Tegmentum als eine verkalkte, sich den Chitonschalen (Articulamenta) auflagernde Cuticula, als eine Fortsetzung der Cuticula des Integumentes der Zone, welche die 8 Schalenstücke rings umgiebt, aufzufassen ist. Die Zone trägt chitinige oder verkalkte Stacheln, Borsten, Schuppen, Körner etc. in für die verschiedenen Arten und Gattungen verschiedener Form und Anordnung.

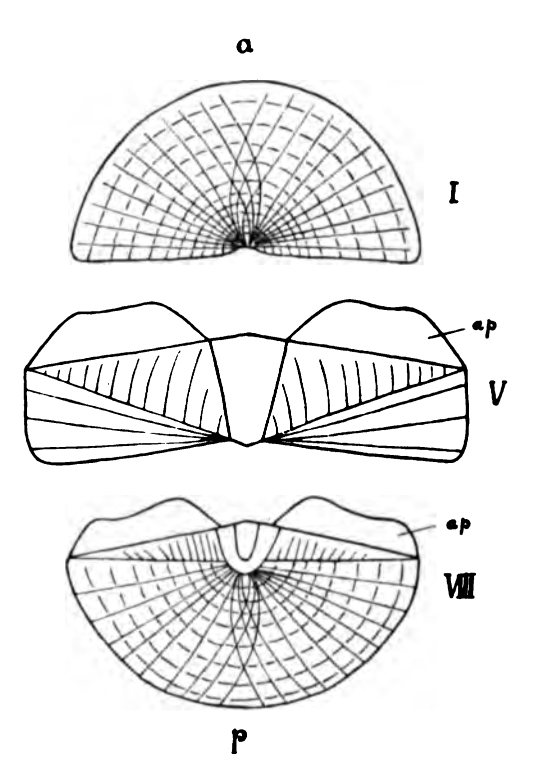



Fig. 63. **Drei Schalenstücke von Chiton**, von oben gesehen, nach SAMPSON, 1894. *a* vorn, *p* hinten, *I* erstes, *V* fünftes, *VIII* achtes Schalenstück, *ap* Apophysen.

Jeder Stachel nimmt gewöhnlich als rundes Bläschen seinen Ursprung im Innern einer Epithelpapille des Integumentes über einer sich

1) Im Untersilur von Böhmen wurden fossile Reste gefunden, welche als Abdrücke von Chitonen gedeutet werden, an denen mehr als 8, bis 12 Schalenstücke zu sehen sind.

durch besondere Grösse auszeichnenden Bildungszelle (Fig. 64). In dem Maasse, als der Stachel wächst, wird er von den neu sich erzeugenden Schichten der Cuticula in die Höhe gehoben. Die Bildungszelle erhält sich an seiner Basis, bleibt aber mit der Epithelpapille durch einen sich immer mehr verlängernden Plasmafortsatz in Zusammenhang, der sich mit einer besonderen kernhaltigen Scheide umgeben kann. Bei den ausgebildeten Stacheln findet man den Rest der Bildungszelle immer noch als sogenanntes Endkölbchen an ihrer Basis.

Es giebt aber auch Stacheln und ganz besonders flachere, schuppen- oder plattenartige Kalkbildungen im Integument der Chitonen, welche nicht je von einer einzigen grossen Bildungszelle, sondern wahrscheinlich von mehreren im Grunde einer Epithelpapille erzeugt werden. Der Gegensatz zwischen Kalkgebilden, die aus einer, und solchen, die aus mehreren Bildungszellen hervorgehen, ist jedoch nicht streng durchzuführen, da in manchen Fällen solche Stacheln, Schuppen etc. zunächst von einer Zelle erzeugt werden, während später noch andere Epithelzellen zum weiteren Wachsthum beitragen.

Wie wir vorhin das Tegmentum nur als einen besonderen, dem Articulamentum aufgelagerten Theil der allgemeinen Körpercuticula aufgefasst haben, so können wir in dem letztern selbst ein Homologon der Kalkstacheln, Kalkschuppen etc. erkennen, welche in dem Mantelintegument

Fig. 64. Fig. 65.

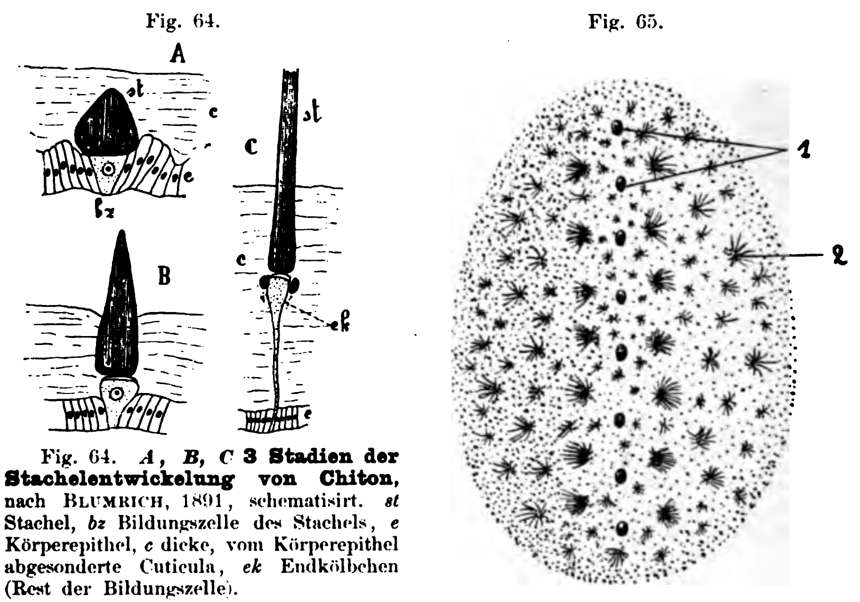



Fig. 64. *A*, *B*, *C* **3 Stadien der Stachelentwickelung von Chiton**, nach BLUMRICH, 1891, schematisirt. *st* Stachel, *bz* Bildungszelle des Stachels, *e* Körperepithel, *c* dicke, vom Körperepithel abgesonderte Cuticula, *ek* Endkölbchen (Rest der Bildungszelle).

Fig. 65. **Cryptochiton stelleri**, junges Exemplar, nach HEATH, 1897. *1* Stellen, wo die 8 Schalenstücke noch zu Tage treten und Tegmenta besitzen, *2* Gruppen von Stacheln.

zur Entwickelung gelangen. Die Articulamenta wären dann nur stark vergrösserte und verbreiterte Kalkschuppen.

Diese Ansicht führt schliesslich zu der Annahme, dass die Schale (wenn der Ausdruck für diesen Fall erlaubt wäre) der Mollusken ursprünglich aus isolirten Kalknadeln oder Stacheln bestand, die in einer dicken Cuticula eingeschlossen und aus dieser hervorragend in ähnlicher Weise entwickelt waren, wie bei Proneomenia, Neomenia etc., vergl. p. 50.

Bei Cryptochiton ist die Schale eine innere, d. h. vollständig von einer über ihr von allen Seiten zusammenwachsenden Duplicatur des Integumentes bedeckt. Sie besteht ausschliesslich aus dem Articulamentum, indem das ganze Integument des Rückens von einer gleichmässigen Cuticula überzogen ist, welche also kein Tegmentum bildet. Es ist von Interesse, zu wissen, dass bei sehr jungen Exemplaren von Cryptochiton, bei denen das Rückenintegument die Schalenstücke noch nicht vollständig umwachsen hat, noch Tegmenta vorkommen, die aber im Vergleich zu den Articulamenta sehr reducirt erscheinen, immerhin an den Oeffnungen des Rückenintegumentes zu Tage treten (Fig. 65).

Wenn wir bei Chiton von einer Mantelfalte sprechen wollen, so können wir darunter nur die Randzone des Körpers verstehen, welche auf der Bauchseite den Kopf und Fuss umkreist und im Umkreis des Kopfes und Fusses die Kiemenrinne begrenzt, durch welche sie scharf von diesen Organen abgegrenzt wird. Wie dieser Mantel (dessen Rückenseite man Zone nennt) dorsalwärts grössere Stacheln, Borsten, Schuppen etc. trägt, so kann er auf der Unterseite mit kleinen, dichtstehenden

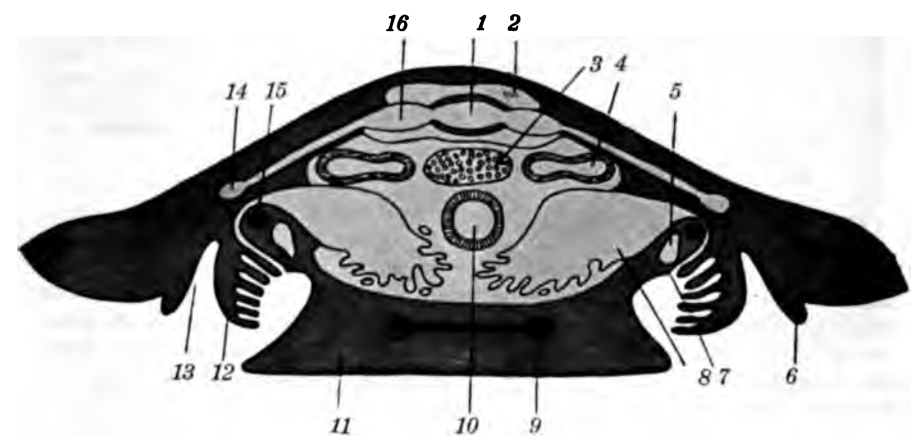



Fig. 66. **Schematischer Querschnitt durch Chiton in der Gegend der Nephridialöffnungen,** verändert nach SEDGWICK, 1881, und mit Benutzung einer Figur aus KÜKENTHAL, Leitfaden für das zoologische Praktikum. *1* Herzkammer, *2* Pericard, *3* hinterster, sich dem Pericard unterlagernder Theil der Gonade, *4* und *8* die beiden hinteren Schenkel des Nephridiums, von denen der eine (*8*) in die Kiemenfurche bei *7* mündet, der andere mit dem Pericard in (nicht dargestellter) Verbindung steht, *5* zuführendes Kiemengefäss, *6* Lateralleiste, *7* äussere Nephridialöffnung, *8* Theil des Nephridiums, *9* Pedalstrang, *10* Darm, *11* Fuss, *12* Kieme (Ctenidium), *13* Mantelhöhle, *14* abführendes Kiemengefäss, *15* Pleurovisceralstrang, *16* Vorhof des Herzens.

Stacheln besetzt sein. Der übrige Theil des Integumentes ist nackt und von einem einfachen Epithel bedeckt. Die Mantelfalte bildet auf ihrer inneren Seite, d. h. gegen die Kiemenrinne zu, einen vorspringenden Wulst, Lateralleiste genannt (Fig. 66), welcher sehr reich an Bluträumen ist und vielleicht bei seiner Schwellung, indem er sich an die Unterlage anschmiegt, das Eindringen von Schmutz etc. in die Kiemenfurche zu verhindern vermag.

Von grosser Bedeutung für den Vergleich der äusseren Organisation der Placophoren mit derjenigen der Solenogastres ist die Gattung Chitonellus. Damit soll jedoch noch nicht gesagt sein, dass diese Gattung

eine directe Uebergangsform zwischen den genannten Ordnungen darstellt; manche Forscher fassen dieselbe vielmehr als ein aberrantes Glied in der Placophorenreihe auf. Der Körper von Chitonellus ist nicht dorsoventral abgeplattet wie der von Chiton, sondern annähernd cylindrisch, immerhin mit abgeflachter Bauchseite (Fig. 67), in deren Medianlinie eine Längsfurche verläuft. Ein Fuss ist äusserlich nicht sichtbar, er befindet sich nämlich in stark reducirtem Zustande in der Tiefe der medianen Furche und besitzt selbst in seiner ventralen Mittellinie eine Furche, welche seine schmale, contrahirte Sohle darstellt. Die flache Bauchseite

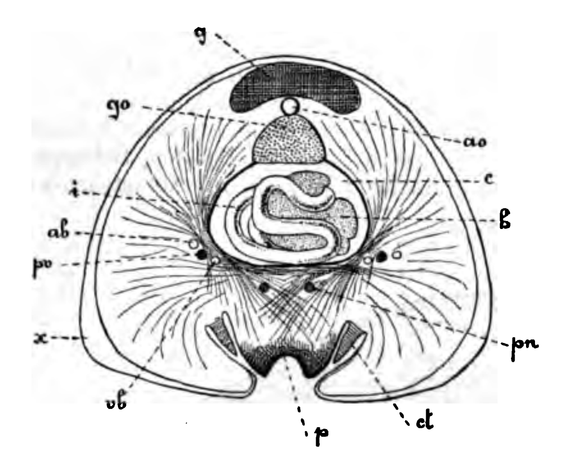


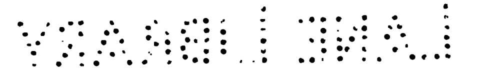

Fig. 67. **Querschnitt durch Chitonellus**, schematisch. Unter Benutzung von Figuren von PELSENEER, 1890 und BLUMRICH, 1891. *g* Schale (Articulamentum), *go* Gonade, *i* Darm, *ab* abführendes, *vb* zuführendes Kiemengefäss, *pv* Pleurovisceralstrang, *x* seitliche, ventrale Verdickung der Cuticula, *p* Fuss, *ct* Ctenidium, *pn* Pedalstränge, *h* Verdauungsdrüse (Leber), *c* secundäre (?) Leibeshöhle, *ao* Aorta.

stellt also den Mantel dar. In der engen Spalte jederseits zwischen Mantel und Fuss liegen in der hinteren Körperhälfte die Kiemen. Der seitliche Körperrand der Chitonen ist bei Chitonellus nur noch an einer stumpfen Kante kenntlich, welche, wie man auf dem Querschnitt sieht, fast ausschliesslich durch eine hier vorhandene starke Verdickung der Cuticula hervorgerufen wird.

## 2. Solenogastres.

Bei den Solenogastres (Aplacophoren), deren äussere Organisation p. 37 schon hinreichend geschildert worden ist, fehlt die Schale vollständig. Dagegen ist die vom Körperepithel abgesonderte Cuticula rings um den Körper herum meist ausserordentlich dick (Fig. 68). Sie enthält Kalkspicula, die frei nach aussen vorragen können. Aehnlich wie die Stacheln der Placophoren stecken sie bei einigen Formen (Proneomenia Sluiteri und P. Langi) mit ihren basalen Enden in zelligen Bechern, die durch einen kernhaltigen Stiel mit dem an der Basalfläche der Cuticula liegenden Körperepithel zusammenhängen. Die Bildung und das Wachsthum der Spicula geht zweifellos von diesen Bechern aus. Bei den anderen Formen stehen die Spicula nicht mehr in directem Zusammenhange mit dem Epithel; doch sendet auch hier das letztere zahlreiche keulenförmige Fortsätze in die Cuticula hinein. Ueber die Bedeutung dieser Papillen, ihren allfälligen Antheil an der Stachelbildung, gehen die Ansichten sehr auseinander.

Der Fuss ist, wie wir gesehen haben, auf eine schmale, bewimperte Längsleiste reducirt, welche sich im Grunde der medio-ventralen Längs-



furche erhebt. Von einem Mantel können wir hier kaum mehr sprechen, wenn wir nicht die die Längsfurche seitlich begrenzenden Integumenttheile mit diesem Namen belegen wollen. Schon innerhalb der Neomeniidae (z. B. bei **Myzomenia**) kann die den Fuss darstellende Falte verstreichen und die Längsfurche selbst ganz flach werden.

Bei Chaetoderma schliesslich ist der Fuss ganz verkümmert, und auch die medio-ventrale Furche fehlt vollständig.

Wir werden noch öfter Gelegenheit haben, zu zeigen, dass man die Placophoren und die Solenogastres wegen einer ganzen Reihe zweifellos ursprünglicher Organisationsverhältnisse an den Anfangspunkt des Molluskenstammes stellen muss. In einigen Beziehungen zeigen die Solenogastres vielleicht noch ursprünglichere Verhältnisse als die Placophoren, und man glaubte auch in der wurmförmigen Körpergestalt, in der geringen Entwickelung des Mantels, des Fusses und der Kiemen ursprüngliche Verhältnisse erblicken zu dürfen. Mit neueren Autoren sind wir anderer Meinung und erblicken in den erwähnten äusseren Organisationsverhältnissen eher die Folge einer secundären Anpassung des Körpers an die Lebensweise im Schlamme (viele Solenogastres sind Schlammthiere, eine ganze Reihe auch Schmarotzer auf Hydroidstöcken etc.). Schale, Mantel, Kiemen und Fuss sind für die Mollusken so absolut charakteristisch, dass wir sie bei einer gemeinsamen Stammform annehmen müssen.




Fig. 68. **Querschnitt durch Proneomenia Sluiteri (P. Langi) in der Gegend des Mitteldarmes.** *1* Mitteldarm, *2* rudimentärer Fuss, *3* in den Mitteldarm vorspringende Septen, *4* Hodentheil der Gonade, *5* Ovarialtheil der Gonade, *6* dicke, vom Körperepithel abgesonderte Cuticula.

Die Reihe Chiton, Chitonellus, Neomenia, Chaetoderma ist daher für uns eine Reihe, welche nicht das Auftauchen und die Weiterentwickelung, sondern das fortschreitende Sichverwischen und Verschwinden typischer Molluskencharaktere illustrirt.

## B. Gastropoda.

Vergleiche die Schemata der äusseren Organisation p. 37—40.

### Haut.

Ganz besonders reich an Drüsen: Schleimdrüsen, Farbdrüsen und Kalkdrüsen, ist der freie Mantelrand, von welchem ganz vorwiegend die Bildung und das Wachsthum der Schale ausgeht.

Das Körperepithel trägt besonders bei den im Wasser lebenden Schnecken auf grösseren oder kleineren Bezirken Cilien. Bei manchen Nacktschnecken unter den Opisthobranchiern ist sogar die ganze Körperoberfläche bewimpert.

Die besonders bei Nudibranchiern auffällige Färbung und Zeichnung der Haut wird hervorgerufen durch Pigmentzellen, die seltener im Epithel, häufiger in der Cutis ihren Sitz haben.

Wo eine compacte Schale fehlt, können Kalkkörper, Kalknadeln etc. zerstreut in der Cutis vorkommen.

Bei mehreren Nudibranchiern hat man Nesselzellen in der Haut beobachtet.

## Mantel, Eingeweidesack.

Die Mantelfalte ist im allgemeinen bei den Gastropoden wohl entwickelt und bedeckt eine geräumige Mantelhöhle. Wo sie unansehnlich ist oder ganz fehlt, handelt es sich nicht sowohl um ursprüngliche, als vielmehr um abgeleitete Verhältnisse.

### 1. Prosobranchia.

Bei den Prosobranchiern entwickelt sich die Mantelfalte an der Vorderseite des Eingeweidesackes und bedeckt hier eine geräumige Mantelhöhle. Sie erstreckt sich ausserdem meist noch als eine kragenförmige, wenig breite Ringfalte rings um die Basis des Eingeweidesackes herum.

Bei den symmetrischen Fissurelliden ist die Mantelhöhle kurz. Sie öffnet sich in ihrem hinteren und dorsalen Theil durch ein Loch in der Mantelfalte, welches dem auf der Spitze der Schale befindlichen Loche entspricht, nach aussen. Der Mantel bildet um das Loch herum eine kurze, aus der Schalenöffnung hervortretende Ringfalte, die gefranst ist (Fig. 3). Die Fransen sind Sitz eines feineren Tastgefühls. Das Athemwasser tritt durch die schlitzförmige Oeffnung unter dem freien Rande der Mantelfalte, über dem Nacken in die Mantelhöhle ein und strömt durch das eben erwähnte Loch wieder nach aussen ab. Denselben Weg nehmen die Excremente, welche aus dem unmittelbar hinter dem Loche in der Mantelhöhle liegenden Rectum heraustreten. Bei Rimula ist das Loch in Schale und Mantel etwas nach vorne gerückt und liegt auf der Vorderseite der Schale zwischen Spitze und Schalenrand. Bei Emarginula ist die Mantelfalte vorne gespalten. Die diesen Mantelspalt umgebenden Ränder legen sich aber beim lebenden Thier so in Falten, dass sie einen röhrenförmigen Sipho bilden, der aus dem marginalen Schalenschlitz vorgestreckt wird. Parmophorus hat keine zweite Oeffnung der Mantelhöhle mehr. Der seitliche Mantelrand ist bei dieser Gattung stark verbreitert und vom Schalenrande her dorsalwärts auf die äussere Oberfläche der Schale zurückgeschlagen, so dass also der grösste Theil der Schale aussen von den zwei seitlichen Verbreiterungen des Mantels bedeckt ist.

Bei Haliotis ist die Mantelhöhle durch die colossale Entwickelung der rechtsseitig gelegenen Columellarmuskeln auf die linke Seite verschoben. Die Mantelfalte zeigt einen tiefen Schlitz oder Spalte, die vom freien Rande her bis gegen den Grund der Mantelhöhle reicht. Dieser Mantelschlitz liegt unter der für Haliotis charakteristischen Reihe von Schalenlöchern, durch welche das Athemwasser nach aussen abfliesst. Die Ränder des Mantelschlitzes legen sich in den Intervallen zwischen den aufeinander folgenden Schalenlöchern aneinander, weichen dagegen unter jedem Schalenloche zur Herstellung einer freien Communication der Mantelhöhle mit der Aussenwelt auseinander. Sie tragen 3 tentakel-

förmige Fortsätze, welche aus den Schalenlöchern frei nach aussen vorgestreckt werden. Der After liegt immer unter dem hintersten, offenen Schalenloch. Der den Körper umsäumende Mantelsaum weicht in zwei frei vorstehende, wenig breite Lamellen auseinander, so dass ein Falz zur Aufnahme des Schalenrandes gebildet wird.

Den Trochiden, Turbiniden, Neritiden und fast allen Monotocardiern fehlt eine zweite Mantelöffnung oder ein Mantelschlitz.

Bei den Docoglossa (Patella etc.) bildet die Mantelfalte einen Ringsaum um den flach-kegelförmigen Eingeweidesack herum. Dieser Mantel bedeckt rings den Rand des fast kreisrunden, breitsöhligen Fusses. Die Mantelfalte ist auch bei den Docoglossen vorn, wo sie Kopf und Nacken bedeckt, am breitesten, d. h. hier ist die von ihr bedeckte Mantelhöhle oder Mantelfurche am tiefsten.

Der Eingeweidesack der Monotocardier ist fast durchgängig vom übrigen Körper deutlich bruchsackartig abgeschnürt und spiralig aufgerollt. Die Mantelhöhle hat die typische Lage. Auf der linken Seite verlängert sich der freie Rand der Mantelfalte bei zahlreichen Monotocardiern derart, dass er eine mehr oder weniger weit (oft sehr weit) nach vorn vorragende Falte bildet, deren Ränder sich nach unten zur Bildung einer Röhre oder Halbröhre zusammenkrümmen, die als Sipho bezeichnet wird. Durch den Sipho strömt das Athemwasser in die Mantelhöhle. Meist lässt sich schon an der Schale erkennen, ob ein Sipho vorhanden ist oder nicht, indem bei den meisten mit einem Sipho ausgestatteten Monotocardiern der Schalenrand an der Spindel einen Einschnitt besitzt oder sich hier zu dem sogenannten Kanal oder Schnabel verlängert, in welchem der Sipho seinen Platz findet. Die Länge des Schnabelkanals braucht übrigens nicht der Länge des Siphos zu entsprechen (Fig. 54 und 89).

Man hat sogar die Monotocardier nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Sipho in die beiden Gruppen der Siphoniata oder Siphonostomata und der Asiphoniata oder Holostomata eingetheilt, eine künstliche Classification, da bei unstreitig nahe verwandten Formen Siphonen vorkommen oder fehlen können.

Bei der Mehrzahl der Monotocardier ist die Schale äusserlich nicht vom Mantel bedeckt. Doch giebt es auch Abtheilungen, bei denen die Mantelränder sich auf die Aussenseite der Schale umschlagen und schliesslich so weit über die Schale nach dem Rücken zu emporwachsen, dass sie über der Schale verwachsen. Dann ist aus der äusseren Schale eine innere geworden.

Bei den Harpidae unter den Rhachiglossa ist der Mantel über den Spindelrand der Schale zurückgeschlagen. Bei den Marginelliden bedeckt er einen grossen Theil der äusseren Oberfläche der Schale. Dasselbe gilt unter den Taenioglossa für Pirula, die meisten Cypraeiden und die Lamellariiden. Speciell bei Lamellaria ist die Schale vollständig vom Mantel umwachsen. Bei Stilifer unter den Eulimiden, einer parasitischen Schnecke, ist die Schale äusserlich in geringerer oder grösserer Ausdehnung von einer fleischigen Hülle, dem Scheinmantel, umschlossen. Diese Bildung ist jedoch kein Theil des eigentlichen Mantels. Näheres siehe beim Abschnitt: Parasitische Schnecken.

Der Mantelrand kann gefranst oder gekerbt oder (Cypraeidae) mit warzenförmigen, tentakelförmigen oder verästelten Anhängen versehen sein; ein grösserer, fühlerförmiger Anhang findet sich bei Valvata rechts vorn

am Mantelrande, ebenso bei Rissoa; am hinteren Rande tritt ein solcher auf bei Strombiden und Olividen.

### 2. Pulmonata.

Die Verhältnisse des Eingeweidesackes und der Mantelfalte bieten, ebenso wie die damit eng zusammenhängenden Schalenverhältnisse, bei den Pulmonaten grosses Interesse. Auf der einen Seite Formen, wie Helix, mit grossem, bruchsackartig entwickeltem, spiralig aufgerolltem Eingeweidesack und ansehnlicher, eine geräumige Mantelhöhle bedeckender Mantelfalte — auf der anderen Seite Formen, wie Oncidium, ohne gesonderten Eingeweidesack, ohne deutliche Mantelfalte, ohne Schale: Schalenschnecken mit spiralig gewundener Schale (Gehäuse), in welcher der ganze Körper Platz finden kann, schalenlose Nacktschnecken ohne Eingeweidesack. Zwischen beiden Extremen zahlreiche Uebergänge. Solche Uebergänge von Schalenschnecken zu Nacktschnecken finden sich sogar innerhalb verschiedener natürlicher Abtheilungen der Pulmonaten. Ich will einige charakteristische Typen herausgreifen.

Helix (Fig. 26 A, 122). Eingeweidesack gross, spiralig aufgerollt, von einer spiraligen Schale bedeckt, die geräumig genug ist, um den ganzen Körper mit Leichtigkeit beherbergen zu können. Die Mantelfalte bedeckt eine vorn am Eingeweidesack liegende Athemhöhle (Lungenhöhle). Ihr freier, verdickter, drüsiger Rand verwächst — und das ist charakteristisch für die Pulmonaten — mit dem benachbarten dorsalen Integument des Nackens bis auf eine rechts gelegene, offen bleibende Stelle, das Athemloch, durch welches die Communication zwischen Athemhöhle und Aussenwelt hergestellt wird. (Bei den Pulmonaten mit linksgewundener Schale liegt das Athemloch links.) In unmittelbarer Nähe des Athemloches, mit demselben, öffnet sich der Enddarm und die Niere nach aussen.

Bei manchen Arten der Gattung Vitrina vermag die Schale nicht das ganze zurückgezogene Thier in sich aufzunehmen. Die Mantelfalte überragt vorn die Schale und besitzt einen nach rückwärts auf die Schale zurückgeschlagenen Fortsatz, der zum Reinigen der Schale dient.

Bei Daudebardia (Helicophanta, Fig. 26 B) ist der Eingeweidesack und mit ihm die Schale im Vergleich zum übrigen Körper sehr viel kleiner als bei Vitrina. Das Thier kann nicht in der Schale geborgen werden. Der Eingeweidesack beginnt sich zu verstreichen, gewissermaassen in die Rückenseite des Fusses aufgenommen zu werden. Er liegt weit hinten am Körper, das Athemloch befindet sich auf seiner rechten Seite.

Aehnliche Verhältnisse zeigt die Gattung Homalonyx, deren ganz niedriger Eingeweidesack auf der Mitte des Rückens liegt. Das Athemloch liegt am rechten Mantelrande. Die ohrförmige, flache Schale steckt mit ihrem Rande in der Mantelfalte. Daudebardia und Homalonyx haben schon ganz den Habitus von Nacktschnecken.

Bei Testacella (Fig. 69 u. 70) kann man kaum noch von einem Eingeweidesack sprechen. Das Einzige, was von ihm übrig geblieben ist, ist ein kleiner Mantel am Hinterende des Körpers auf der Rückenseite, welcher von einer ohrförmigen Schale bedeckt ist. Unter dem Mantel liegt eine reducirte Athemhöhle. Das Athemloch liegt hinten rechts unter dem Schalenrand. Die Eingeweide sind in die Rückenseite des Fusses verlagert.

Bei unseren gewöhnlichen Landschnecken Limax und Arion (Fig. 26 D) finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei Testacella, nur liegt hier der an der Stelle des fehlenden Eingeweidesackes liegende Mantel (sogenannte Schild) vorn, hinter dem Kopfe. An seinem rechten Rande liegt das Athemloch. Bei Limax findet sich eine kleine, rudimentäre, rundliche, innere Schale, d. h. sie ist vollständig von einer Mantelfalte umhüllt oder überwachsen. Bei Arion wird diese Schale durch isolirte Kalkkörperchen vertreten.

Bei den Oncidiidae und Vaginulidae fehlt jede Spur eines Eingeweidesackes und — beim erwachsenen Thier — einer Schale. Der Eingeweidesack hat sich gewissermaassen auf die ganze Rückenseite des Fusses ausgedehnt und verstrichen. Es fehlt ferner eine äusserlich erkennbare, vom übrigen Integument des Rückens sich abhebende Mantelfalte. Immerhin trennt eine Längsfurche den Rückentheil des Körpers vom Fusse.

Das Athemloch mit dem After liegt am Hinterende des Körpers in der Medianlinie.

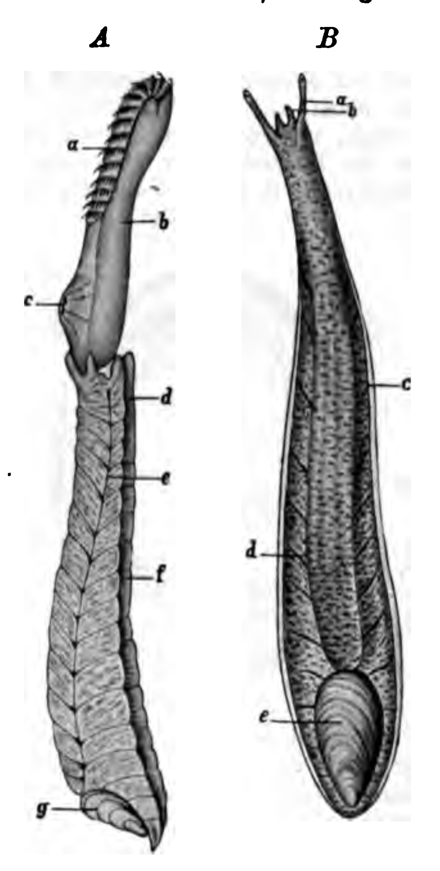
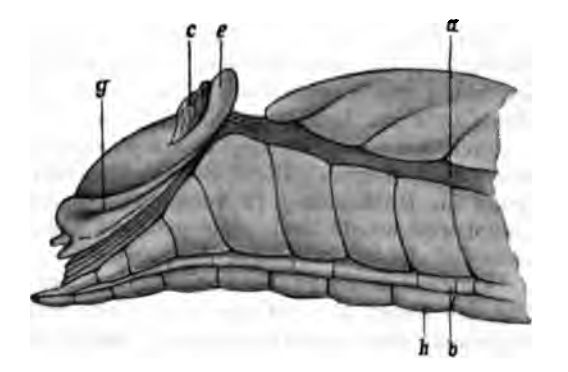



Fig. 69. **Testacella haliotidea**, nach LACAZE-DUTHIERS, 1888. *A* Von der rechten Seite. *b* Durch die Mundhöhle ausgestülpter, riesiger Pharynx, auf welchem die Radula (*a*) zu Tage tritt, *c* Mündung des Pharynx in den Oesophagus, *d* Lage der Geschlechtsöffnung, *e* latero-dorsale Körperfurche, *f* latero-ventrale Körperfurche, *g* Mantel, Rudiment des Eingeweidesackes. *B* Von der Rückenseite. *a*, *b* Die beiden Tentakelpaare, *c* die latero-ventrale Furche, *d* die latero-dorsale Furche, *e* Schale.

Fig. 70. **Testacella haliotidea**, hinterer Körpertheil von der rechten Seite, nach LACAZE-DUTHIERS, 1888. Die Schale ist entfernt, man sieht den entblössten, rudimentären Eingeweidesack. *a* Latero-dorsale Furche, *b* latero-ventrale Furche, *c* Ende des an die Schale sich anheftenden Schalenmuskels, *e* Mantelrand des Eingeweidesackes, *g* Athemloch, *h* Fuss.



Das Rückenintegument setzt sich rings am Körper über den Fuss, manchmal auch über den Kopf hinaus fort und bildet so, ähnlich wie bei Chiton, eine periphere Zone, welche ventralwärts vom Fusse durch eine diesen umkreisende Furche gesondert ist. Man kann also am Rückentheil des Körpers eine eigentlich dorsale Partie, das Notum (Notaeum) und einen auf die Ventralseite umgeschlagenen Theil, das Hyponotum, unterscheiden. Dieses Hyponotum schmiegt sich meist gleich wie die Fusssohle der Unterlage an. (Fig. 71 u. 125.) Der seitliche Körperrand, d. h. die Uebergangszone zwischen Notum und Hyponotum, kann in einzelnen Fällen gezähnelt oder gelappt sein. Das Rückenintegument der Oncidiiden bildet häufig Warzen oder Höcker, die in ihrer stärksten Ausbildung bäumchenartig verzweigt sein können (gewisse Arten der Gattung Oncidium). Diese Bildungen sind reich vascularisirt und stehen im Dienste der Respiration. In manchen Fällen treten auch augentragende Höcker am Rücken auf.

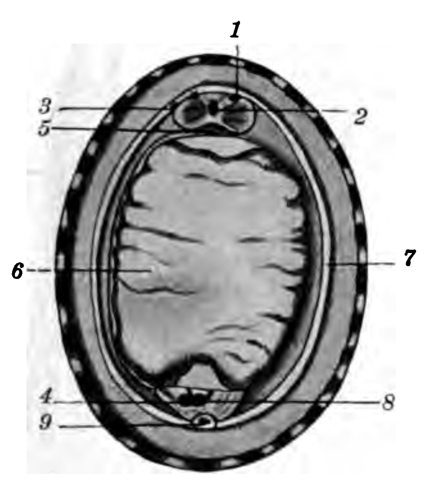



Fig. 71. **Oncidiella juan-fernandeziana**, von der Ventralseite, nach v. WISSEL, 1898. *1* Tentakel, *2* Mund, *3* männliche, *4* weibliche Geschlechtsöffnung, *5* Oeffnung der Fussdrüse, *6* Fuss, *7* Hyponotallinie, *8* Anus, *9* Athemloch.

Auch die Janelliden (= Athoracophoriden) sind Nacktschnecken mit ganz rudimentärer Schale, mit verstrichenem Eingeweidesack und ausserordentlich reducirter Mantelhöhle. Letztere beansprucht das grösste Interesse, einerseits, weil, offenbar in Folge der starken Rückbildung der Mantelhöhle, die Organe des pallialen Complexes aus derselben hinausgedrängt wurden in einen darunter liegenden Blutsinus hinein, und andererseits, weil in ihr eigenthümliche Respirationsorgane, die sonst allen übrigen Mollusken fehlen, aufgetreten sind. Diese reducirte Mantelhöhle hat ihre Lage etwas vor der Mitte des Körpers, dorsal und rechts von der Medianlinie. Der Mantel ist vom Rückenintegument nicht besonders abgehoben, aber in den meisten Fällen durch Besonderheiten in der Sculptur oder Pigmentirung des Rückens deutlich umgrenzt (Fig. 29).

Bei der Gattung Janella kommt es auch zur Ausbildung einer Hyponotalregion, die freilich nicht so stark entwickelt ist, wie bei gewissen Oncidiiden und Vaginuliden. Die Schale tritt bei den erwachsenen Individuen in Form isolirter Kalkstückchen auf, von denen ein bis mehrere in geschlossenen Bläschen, deren Wandung aus einem Syncytium gebildet wird, liegen. Diese Schalenbläschen finden sich wie die Pallialorgane im Rückensinus in verschiedener Anzahl. Bei der Gattung Triboniophorus wurde noch eine grössere Schalenkammer, die ein ansehnliches Schalenstück enthält, constatirt.

Unter den Basommatophoren ist bei Chilina die Verwachsung des freien Randes der Mantelfalte mit dem benachbarten Nackenintegument noch verhältnissmässig wenig weit vor sich gegangen, so dass die Oeffnung der Mantelhöhle (Athemloch) einen breiten Spalt darstellt,

der nicht wie bei den übrigen Pulmonaten durch einen Sphinktermuskel verschlossen werden kann. Den Basommatophoren kommt allgemein gleich wie vielen Tectibranchiern ein unterer Mantellappen (Schliesslappen) zu, d. h. eine noch zum Mantel gehörende Hautfalte, die unterhalb des Athemloches frei vorspringt (Fig. 72).

Diese Bildung fehlt den Stylommatophoren sowie den Auriculiden, welch letztere jedenfalls der gemeinsamen Stammform der Pulmonaten sehr nahe stehen.

Neuerdings sind auch Basommatophoren mit wohl entwickelter Kieme aufgefunden worden; diese kann in einzelnen Fällen aus der Mantelhöhle herausrücken und aussen an den Körper hinter die Athemöffnung zu liegen kommen (Isidora, Protancylus).

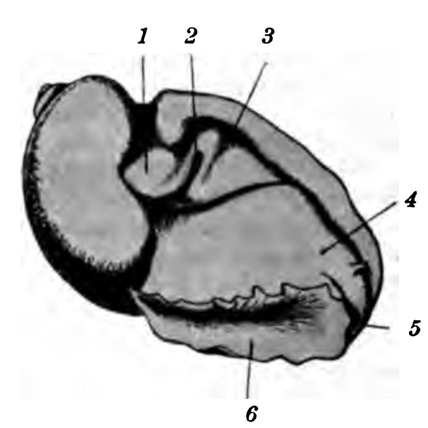



Fig. 72. **Chilina Mülleri**, von der rechten Seite, nach PELSENEER, 1894. *1* Unterer Mantellappen, *2* Anus, *3* Athemloch, *4* männliche Geschlechtsöffnung, *5* Mund, *6* Fuss.

Bei der Gattung Physa (Fig. 24) setzt sich der um den Rand der Schale herumgebogene Mantelrand in lappige oder fingerförmige Fortsätze fort, die sich der Aussenseite der Schale anlegen können. Bei Amphipeplea (Fig. 23) ist der Mantel sehr stark verbreitert und bedeckt, wenn auf die Schale zurückgeschlagen, einen grossen Theil derselben bis auf eine ovale Stelle auf der Rückenseite der letzten Windung.

### 3. Opisthobranchia.

Die typische äussere Organisation der Schnecken erleidet in dieser formenreichen Abtheilung noch mannigfaltigere und tiefer greifende Modificationen als bei den Pulmonaten. Auf der einen Seite Gastropoden mit Kopf, Fuss, Eingeweidesack, Schale, Mantel und Kieme — auf der anderen Seite Formen ohne Fuss, ohne Schale, ohne Mantel, ohne Kiemen, die aber trotzdem Schnecken und zwar Opisthobranchiaten sind. Bei der einen Hauptabtheilung der Opisthobranchier, den Palliata oder Tectibranchiern, erhält sich die Mantelfalte auf der rechten Körperseite und bedeckt hier — wenigstens theilweise — eine typische Molluskenkieme (Ctenidium), bei den anderen Abtheilungen fehlt mit dieser Kieme die Mantelfalte. Wenn wir hier von der Mantelfalte sprechen, so vernachlässigen wir dabei jene den Körper rings um die Ansatzstelle des Fusses und des Kopfes umziehende Falte oder Saum des Rückenintegumentes, welche, bei den meisten Opisthobranchiern in verschiedenem Grade entwickelt, eine deutliche Sonderung des Fusses und Kopfes vom übrigen Körper, vom Rücken, bedingt. Wir verstehen darunter nur eine etwas breitere Falte, welche eine Mantelhöhle bedeckt, in der eine typische Molluskenkieme liegt. Der Mantelrand bildet bei den Opisthobranchiern nie einen deutlichen Sipho. Ein solcher tritt bei den Ringiculiden unter den Cephalaspidea auf;

doch wird er hier nicht vom Mantel, sondern vom hinteren Ende des Kopfschildes gebildet.

### A. Tectibranchia.

#### a) Reptantia.

Wir finden in dieser Abtheilung zunächst noch Formen mit deutlichem, bruchsackartig sich abhebendem Eingeweidesack, dessen Integument eine gewundene Schale absondert, in die sich der ganze Körper des Thieres zurückziehen kann. Am anderen Ende stehen Formen, bei denen der abgeflachte Eingeweidesack sich auf der ganzen Rückenseite des Fusses ausgebreitet hat, mit rudimentärer, innerer Schale.

Opisthobranchier, die zu der ersterwähnten Kategorie gehören, finden wir in der Abtheilung der Cephalaspidea, z. B. die Actaeonidae, Tornatinidae, einige Scaphandridae (Atys, Cylichna, Amphisphyra), einige Bullidae (Bulla), die Ringiculidae.

Bei Actaeon, der höchst wichtigen, die Prosobranchier und Opisthobranchier verbindenden Uebergangsform, öffnet sich die Mantelhöhle an ihrem Hinterende in einen langen, blind geschlossenen Anhang, der ebenfalls innerhalb der Schale geborgen wird und allen Windungen des Eingeweidesackes folgt (Fig. 11 und Fig. 73). Der Hohlraum dieses Coecums, dessen innere Auskleidung drüsiger Natur ist, wird durch 2 gegenüberliegende, in das Lumen vorspringende, bewimperte Falten unvollständig in 2 über einander gelegene Kanäle getheilt. Ein ähnliches Anhängsel, allerdings von bedeutend geringerer Ausdehnung, tritt auch bei Scaphander auf. Actaeon besitzt im erwachsenen Zustande noch ein Operculum.

Bei Scaphander unter den Scaphandriden, Acera unter den Bullidae ist der Körper nicht oder nicht vollständig in die Schale zurückziehbar.

In den bis jetzt erwähnten Fällen ist die Schale eine äussere.

Gastropteron besitzt einen rudimentären Mantel, hinten mit einem fadenförmigen Anhang versehen. Er bedeckt eine innere, zarte, häutige Schale, in die der Körper nicht zurückgezogen werden kann. Dasselbe gilt für Philine und Doridium, wo ebenfalls eine dünne und zarte innere Schale vorhanden ist, welche nur einen kleinen Theil der Eingeweide bedeckt; bei Doridium verlängert sich der Mantel hinten in zwei Lappen, von welchen der linksseitige sich in einen fadenförmigen Fortsatz auszieht. Es muss hervorgehoben werden, dass der Hohlraum, in welchen die Schale in Folge der Umwachsung von Seite des Mantels hineingerathen ist, bei Philine und Doridium noch durch eine ganz feine Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt.

Bei den meisten Cephalaspidea zieht sich der freie Rand der Mantelfalte an der hinteren Begrenzung des Eingangs zur Mantelhöhle in einen grösseren oder kleineren lappenförmigen Fortsatz aus, den unteren Mantellappen, eine Bildung, die man auch bei den Basommatophoren unter den Pulmonaten antrifft (Fig. 11).

Bei den Anaspidea ist ein im Vergleich zur Grösse des Thieres kleiner, aber deutlich sich abhebender Eingeweidesack vorhanden, welcher von einer gewöhnlich zarten und dünnen, unansehnlichen Schale bedeckt ist. Der Mantel und die Schale schützen die Kieme oft nur unvollständig. Bei der Gattung Aplysia wird die Schale vom Mantel um-

wachsen und so zu einer inneren, doch communicirt der Schalensack noch durch eine Oeffnung in der Mitte der Rückenfläche mit der Aussenwelt; diese Oeffnung ist bei A. punctata ziemlich weit, sie wird bei anderen Arten enger und ist kaum mehr sichtbar bei A. limacina. Bei Dolabella und Dolabrifera ist diese Umwachsung der Schale von Seiten des Mantels viel geringer, so dass die Schale in grösserer Ausdehnung zu Tage tritt.

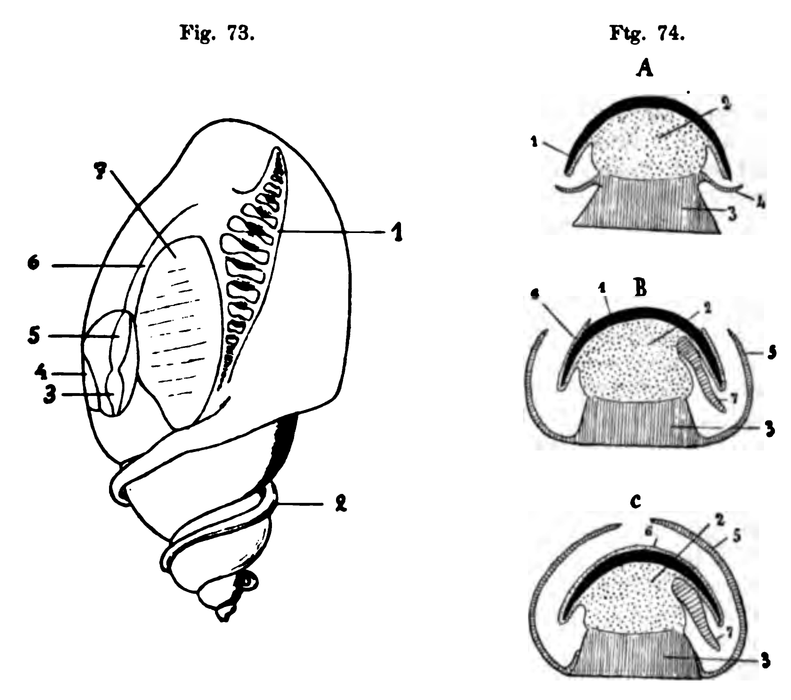



Fig. 73. **Actaeon tornatilis**, von oben gesehen, nach PELSENEER, 1894. Man sieht die Pallialorgane durch den Mantel hindurchschimmern. *1* Ctenidium, *2* spiralig gewundener Anhang des Mantels, *3* Herzkammer, *4* Blutdrüse, *5* Vorhof, *6* abführendes Kiemengefäss, *7* Niere.

Fig. 74. **Schematische Querschnitte durch Gastropoden**, zur Demonstration der Verhältnisse von **Schale** (schwarz *1*), **Eingeweidesack** und **Mantel** (punktirt *2*), **Fuss** (schraffirt *3*). *A* **Prosobranchiat** mit äusserer Schale und Epipodium (*4*). *B* **Tectibranchiat** mit auf die Aussenfläche der Schale zurückgeschlagenem Schalenlappen (*6*) des Mantels. Die Schale dorsalwärts noch frei, unbedeckt. *5* Parapodien, *7* Ctenidium. *C* **Tectibranchiat** mit innerer Schale, d. h. der Schalenlappen des Mantels hat die Schale aussen ganz überwachsen.

Bei den Aplysiidae bildet der Mantel häufig hinten einen Anal- oder Ausströmungssipho, wie am Vorderrande auch eine Art Einströmungssipho auftreten kann (Fig. 14).

Notarchus hat eine mikroskopisch kleine, vollkommen innere Schale. Bei gewissen Arten dieser Gattung bildet das Integument Warzen oder zart verzweigte Anhänge.

Unter den Notaspidea besitzen die Umbrellen einen flachen Eingeweidesack, der dem mächtigen Fusse so aufsitzt wie eine kleine, flache Mütze einem grossen Kopfe. Der Eingeweidesack ist von einer Mantelfalte umgeben, welche auf der rechten Seite die Kieme bedeckt. Das

Integument des Eingeweidesackes und des Mantels ist von einer flachen, scheibenförmigen Schale bedeckt.

Bei Pleurobranchaea ist der Eingeweidesack im Vergleich zum Fuss grösser. Während sein rechter und linker Rand als kurze Mantelfalte vorspringt, verstreicht diese Falte vorn und hinten vollständig, so dass sich hier der flache Eingeweidesack nicht vom übrigen Körper absetzt. Bei Pleurobranchus breitet sich das Integument des flachen Eingeweidesackes zu einer grossen, fleischigen Scheibe aus, welche allseitig über den grossen, breitsohligen Fuss hervorragt, so dass der Rand (Mantelfalte) von dem Fuss durch eine tiefe Furche rings um den Körper herum getrennt ist, in welcher auf der rechten Körperseite die grosse Kieme liegt. Während Pleurobranchus noch eine kleine, häutige, dünne, flache, innere Schale besitzt, kann diese bei verwandten Formen fehlen. Häufig wird das Integument des Rückens durch Einlagerung von Kalkkörperchen verstärkt.

### b) Natantia.

#### Pteropoda thecosomata.

Die Limacinidae besitzen einen wohl entwickelten, linksgewundenen Eingeweidesack mit entsprechender Schale, die durch ein echtes Operculum verschlossen werden kann. Die Mantelfalte bedeckt eine vorn am Eingeweidesack gelegene Mantelhöhle. After rechts. Thier in die Schale zurückziehbar. Bei den Cavoliniidae sind der Eingeweidesack und die Schale bilateral-symmetrisch, nicht gewunden. Der Körper kann ganz in der Schale geborgen werden. Die Mantelhöhle liegt hier an der hinteren (gewöhnlich als untere bezeichneten) Seite des Eingeweidesackes. Die symmetrische Cymbuliidenschale entspricht nicht der Schale der übrigen Thecosomata, sie ist eine knorpelige „Pseudoconcha" und ist vom Körperepithel überzogen. Auch bei den Cymbuliidae liegt die Mantelhöhle hinten. Die verschiedene Lage der Mantelhöhle bei den Thecosomata wird später noch besprochen werden.

Der Mantel der Gattung Cavolinia zeigt Besonderheiten, welche am besten im Anschluss an die Schilderung der Schale besprochen werden. An dieser letzteren unterscheidet man zwei Flächen, eine wenig gewölbte vordere (gewöhnlich als obere bezeichnete) und eine gewölbte hintere. Die vordere Schalenfläche überragt vorn und unten die hintere um ein Drittheil ihrer Länge. Die Schale hat 3 schlitzförmige Oeffnungen, eine vordere und untere, durch welche die Fussflossen vorgestreckt werden können, und 2 seitliche, die sich weit nach oben erstrecken, so dass die ganze Schale fast zweiklappig erscheint. Der Mantel schlägt sich an diesen seitlichen Schalenspalten, durch welche das Athemwasser in die Mantelhöhle eintritt, auf die Aussenfläche der Schale um, diese zum grössten Theil bedeckend, und setzt sich am oberen Winkel dieser Spalten noch in 2 frei nach aussen vorragende Fortsätze fort.

#### Pteropoda gymnosomata.

Der gestreckte, äusserlich symmetrische Körper ist nackt, ohne Mantel, der Fuss findet sich in reducirtem Zustande auf der Bauchseite des vordersten Körpertheiles.

### B. Ascoglossa und Nudibranchia.

Bei den Steganobranchia (Oxynoeidae), die übrigens nach einer neuerdings geäusserten Ansicht den Tectibranchiern zugerechnet werden

müssten, tritt noch eine geräumige Mantelhöhle mit Ctenidium im Innern auf, ebenso eine nicht oder nicht ganz vom Mantel bedeckte Schale, die jedoch, so bei Lobiger (Fig. 18), schon etwas reducirt erscheint und jedenfalls nicht mehr den ganzen Körper beherbergen kann. Sonst kommt bei den erwachsenen Ascoglossen und Nudibranchiern niemals eine Schale vor, ebensowenig ein vom übrigen Körper sich bruchsackartig abhebender Eingeweidesack. Dieser ist vielmehr auf die ganze Rückenseite des Körpers vertheilt, ausgebreitet. Das Rückenintegument bildet wohl noch eine Ringfalte (Mantelfalte), welche vom Fusse durch eine bald tiefere, bald seichtere Furche oder Rinne abgesetzt ist, aber in dieser Rinne finden sich mit Ausnahme der Phyllidiidae und Pleurophyllidiidae keine Kiemen. Wenn die Furche zwischen Rücken und Fuss fast vollständig verstreicht, so können die Nacktschnecken einen völlig planarienähnlichen Habitus erlangen.

Phyllidiidae (unter den Holohepatica) und Pleurophyllidiidae (unter den Cladohepatica). Die Mantelfalte ist deutlich und trägt an ihrer Unterseite rechts und links eine Reihe von Kiemenblättern. Hierdurch erinnern diese Thiere an die Patellen und Chitonen. (Fig. 22.)

Die Gattung Dermatobranchus gehört der Organisation nach zu den Pleurophyllidiidae, besitzt jedoch keine Kiemen.

Holohepatica: Dorididae. Das den Körper schildförmig bedeckende, vom Fuss und vom Kopf meist deutlich abgesetzte Rückenintegument (Notaeum) enthält zahlreiche Kalkkörper, die demselben eine festere Consistenz verleihen. Vorn trägt es zwei, von den Kopftentakeln wohl zu unterscheidende, fühlerartige Gebilde, die Rhinophoren, die meist in besondere Scheiden oder Gruben zurückgezogen werden können. In seiner Mittellinie, gewöhnlich hinter der Körpermitte liegt der After, von einem zierlichen Kranze gefiederter Kiemen umstellt. Das Notaeum ist häufig mit Warzen oder Höckern besetzt und kann bei einzelnen Gattungen am Rande verschieden gestaltete Fortsätze tragen (Fig. 159).

Cladohepatica. Analkiemen fehlen. Das Rückenintegument trägt verschieden gestaltete, conische, fingerförmige, lappenförmige, keulenförmige oder verästelte Anhänge in verschiedener Anordnung. Diese Anhänge sind meist auffallend gefärbt und gezeichnet. An ihrer Spitze befindet sich meistens ein Sack mit Nesselkapseln, und in ihr Inneres dringen vom Körper her blindsackartige Fortsätze des Darmkanals (Verästelungen der Verdauungsdrüse) hinein. Diese Rückenanhänge, die wie der übrige Körper bewimpert sind, haben wenigstens zum Theil eine respiratorische Function. Sie fallen bei manchen Formen leicht ab und werden nachher wieder regenerirt (Fig. 20). Weiteres über diese Rückenanhänge siehe bei den Abschnitten: Respirationsorgane und Fuss.

Haben schon viele Cladohepatica eine gewisse äussere Aehnlichkeit mit Planarien, deren Rücken mit Zotten besetzt ist (Thysanozoon), so steigert sich die Planarienähnlichkeit noch mehr bei manchen

Ascoglossa (ausgenommen Steganobranchia). Bei diesen fehlen Analkiemen und fehlen meistens auch Rückenanhänge. Der ganze Körper ist nackt, bewimpert. Der Rücken vom Kopfe undeutlich abgesetzt.

Am meisten ist die typische äussere Molluskenorganisation unter den Opisthobranchiern verwischt bei dem Nudibranchiatengenus

Phyllirhoë. Der Körper ist hier nackt, seitlich zusammengedrückt, mit scharfem dorsalen und ventralen Rande. Fuss und Kiemen fehlen (Fig. 21).

## C. Scaphopoda.

Vergl. Uebersicht der äusseren Organisation p. 41.

## D. Lamellibranchia.

Wir müssen hier als ursprüngliche Verhältnisse folgende betrachten. Vom Rumpfe hängt jederseits eine grosse, blattartige Mantelfalte herunter, welche die gleiche Form hat, wie die von ihr gebildete Schalenklappe. Diese beiden Mantelfalten überragen den Rumpf nach vorn, nach unten und nach hinten und umgrenzen eine Mantelhöhle, die überall, mit Ausnahme am Rücken, durch die zwischen den freien Mantelrändern liegende Mantelspalte nach aussen mündet. Durch diese einzige grosse Mantelspalte kann von allen Seiten her Nahrung und Wasser in die Mantelhöhle eindringen, wird der Fuss vorgestreckt, werden die Excremente, Excrete, Geschlechtsproducte entleert, wird das Athemwasser ausgestossen. Einen solchen Mantel nennt man vollständig offen, seine Ränder sind vollständig frei, nirgends verwachsen. Der Mantelrand ist einfach, ohne Duplicaturen, ohne Papillen, ohne Tentakel, ohne Augen.

So finden wir den Mantel bei Nucula unter den Protobranchiern, nur dass auch hier schon am freien Mantelrande mehrere einfache Falten auftreten.

Nun treten bei den meisten Lamellibranchiern am Mantelrand besondere Differenzirungen auf: Falten, Verdickungen, Warzen, Papillen, Tentakel, Drüsen, Augen u. s. w. und zwar bei Formen mit offenem, wie bei solchen mit partiell geschlossenem Mantel.

Der Mantel kann sich partiell schliessen, indem der freie Rand der rechten Mantelfalte mit dem freien Rand der linken Mantelfalte an einer oder an mehreren Stellen verwächst.

Wir wollen den Mantel zuerst von diesem Gesichtspunkte aus betrachten.

A. Einen vollständig offenen Mantel, eine einzige grosse Mantelspalte, d. h. vollständig getrennte Mantelränder finden wir:

a) unter den Protobranchiern bei Nucula,
b) unter den Filibranchiern bei den Anomiidae, Arcidae, Trigoniidae,
c) bei fast allen Pseudolamellibranchiern; doch ist bei den Aviculidae und Ostreidae der Mantelrand an einer Stelle mit den Kiemen verwachsen,
d) unter den Eulamellibranchiern einzig und allein bei einzelnen Crassatella-Arten.

B. Die beiderseitigen Mantelränder verwachsen an einer Stelle.

In diesem Falle liegt die Verwachsungsstelle fast immer hinten und oben, sie grenzt von dem ursprünglich einheitlichen Mantelschlitz, der sich in grosser Ausdehnung von vorn und oben dem ganzen Mantelrand entlang bis hinten und oben erhält, eine kleinere hinten und oben liegende Oeffnung ab, an welcher die beiden Mantelränder wieder auseinanderweichen: die in der Höhe des Afters gelegene Ausströmungs- oder Analöffnung des Mantels. Der Mantelrand dieser Oeffnung kann

nach hinten mehr oder weniger weit zu einem contractilen Analsipho auswachsen, der zwischen den Schalenklappen vorgestreckt werden kann.

Meist legt sich eine kurze Strecke unter der Analöffnung der Mantelrand der einen Seite an einer Stelle an denjenigen der gegenüberliegenden Seite an, ohne jedoch mit ihm zu verschmelzen. Ueber dieser Stelle, zwischen ihr und dem Analsipho, weichen die beiden Mantelränder zur Bildung einer Einströmungs- oder Branchialöffnung auseinander. Der Mantelrand dieser Oeffnung kann ebenfalls nach hinten zu einem Branchialsipho auswachsen, der aber dann seiner ganzen Länge nach an der Unterseite einen Schlitz hat, welcher sich in den grossen Mantelschlitz fortsetzt.

Der Branchialsipho ist dann einem Blatt Papier vergleichbar, das man zur Bildung einer Röhre zusammenkrümmt, ohne die beiden sich berührenden Ränder zu verkleben. Zwei derartige Siphonen, sowohl einen Anal-, wie einen Branchialsipho mit ventralem Schlitz, besitzt Leda sulculata unter den Protobranchiern. Da die beiden Siphonen hier fest und in der ganzen Länge miteinander verbunden sind, öffnet sich der Schlitz des Analsipho in das Lumen des Branchialsipho.

Eine von dem grossen Mantelschlitz durch eine Verwachsungsstelle getrennte Analöffnung besitzt der Mantel folgender Lamellibranchier:

a) Filibranchia. Mytilidae,

b) unter den Eulamellibranchiern die Carditidae, die Astartidae, fast alle Crassatellidae, unter den Cyrenidae das Genus Pisidium, unter den Unionidae die Unioninae (Unio, Anodonta), die meisten Lucinidae.

Auch bei Solemya unter den Protobranchiern sind die beiderseitigen Mantelränder nur an einer Stelle verwachsen, nämlich in grosser Ausdehnung in der ganzen hinteren Hälfte des ventralen Mantelrandes. Dadurch ist der ursprünglich einheitliche Mantelschlitz in zwei getheilt, einen vorderen, durch welchen der Fuss vorgestreckt wird, und einen hinteren, der die Ein- und Ausströmungsöffnung, d. h. die Anal- und Branchialöffnung zugleich darstellt. Unter sämmtlichen Muscheln findet sich dieses Verhalten nur bei Solemya (Fig. 75).

Bei einigen Unioniden finden sich über der Analöffnung, d. h. mehr dorsal, dem Schlosse zu gelegen, noch eine oder mehrere kleine Oeffnungen im Mantel. Dieselben sind offenbar durch Theilung der Analöffnung entstanden.

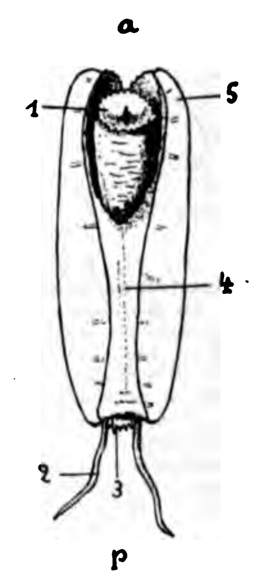



Fig. 75. **Solemya togata**, von unten gesehen, nach DESHAYES. a Vorn, p hinten, *1* Fuss, *2* langer Tentakel, *3* kurze Tentakel, welche den Branchio-Analsipho umstellen, *4* Verwachsungsstelle der Mantelränder, *5* Schale.

### C. Die beiderseitigen Mantelränder verwachsen an zwei Stellen; der Mantel hat 3 Oeffnungen.

Dieses Verhalten kommt dadurch zu Stande, dass sich auch die Respirationsöffnung vollständig abgrenzt, indem zwischen ihr und dem übrig bleibenden grossen vorderen Mantelschlitz die gegenüberliegenden

Ränder der Mantelfalten mit einander verwachsen. Die Anal- und Respirationsöffnungen können sitzend sein oder zu kürzeren oder längeren Anal- und Respirationssiphonen auswachsen. Der grosse vordere und untere Mantelschlitz dient zum Austritt des Fusses und wird als Fussschlitz bezeichnet.

Hieher a) Protobranchia. Yoldia, Leda (ausgenommen L. sulculata), Malletia.

b) Die meisten Eulamellibranchier, nämlich viele Lucinidae, die meisten Cyrenidae, unter den Unionidae die Mutelinae, ferner die Donacidae, Psammobiidae, Tellinidae, Scrobiculariidae, unter den Veneracea die Veneridae, ferner die Cardiidae, die Mactridae, Mesodesmatidae, die Solenidae excl. Solen und Lutraria.

c) Alle Septibranchia (Poromya, Cuspidaria).

Bei den hier erwähnten Formen ist der **Mantel** noch weit offen, d. h. die Verwachsungsstellen sind klein, localisirt. Nun können aber die Verwachsungsstellen sich auf grössere Strecken des Mantelrandes ausdehnen. So liegen bei den Chamacea, ganz besonders aber bei den Tridacnidae unter den Eulamellibranchiern die 3 Mantelöffnungen in grösseren Abständen von einander, d. h. sie sind durch längere Verwachsungsstrecken des Mantelrandes von einander getrennt.

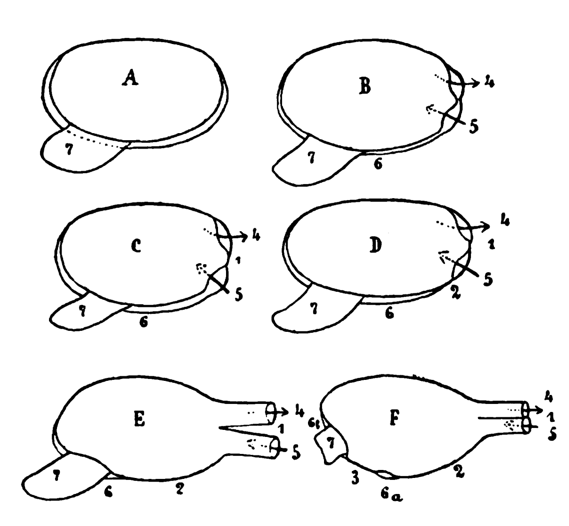



Fig. 76. **6 Schemata zur Darstellung der verschiedenen Formen der Mantelverwachsung und Siphonenbildung bei Lamellibranchiern.** *7* = Fuss, aus der Mantelspalte nach vorne vorgestreckt. *A* Mantel ganz offen. *B* Mantel ganz offen, seine Ränder legen sich aber an zwei Stellen aneinander, so dass unvollständig gesonderte Anal- und Respirationsöffnungen zu Stande kommen. *C* Mantelränder an einer Stelle (*1*) verwachsen, Analöffnung, Ausströmungsöffnung des Mantels (*4*) gesondert. *D* Mantelränder an zwei Stellen (*1*, *2*) verwachsen. Auch die Branchial- oder Einströmungsöffnung (*5*) gesondert. Mantel im ganzen mit 3 Oeffnungen. *E* Mantel geschlossen durch stärkere Ausdehnung der Verwachsungsstelle *2*, es bleiben 3 beschränkte Oeffnungen: Analöffnung, Branchialöffnung und Fussöffnung. Die ersteren beiden zu gesonderten Siphonen verlängert. *F* Es tritt eine dritte Verwachsungsstelle (*3*) auf. Mantel mit 4 Oeffnungen (*4*, *5*, *6a*, *6b*), die vorderste (*6b*) zum Durchtritt des Fusses. Siphonen verschmolzen.

Bei einigen Gruppen von Lamellibranchiern bleibt die Verwachsungsstelle zwischen Anal- und Athemöffnung resp. Sipho kurz, d. h. die beiden Oeffnungen liegen direct unter einander, dafür aber verwächst der Mantelrand vor der Athemöffnung in grosser Ausdehnung, so dass die Fussspalte sich schliesslich auf ein kleines vorderes Loch reducirt. Man nennt dann den Mantel geschlossen.

Hieher:

Eulamellibranchia. Modiolarca, Dreissensia. Petri-

cola, sämmtliche Pholadidae (Pholas, Pholadidea, Jouannetia [das Fussloch soll bei alten Thieren ganz zuwachsen], Xylophaga, Martesia), die Teredinidae, unter den Pandoriden Pandora, ferner die Verticordiidae und Lyonsiidae (Anatinacea).

Bei Kellya und Verwandten unter den Erycinidae existiren ebenfalls 3 Oeffnungen am Mantel; allein nicht die vorderste dient zum Austritt des Fusses, sondern die mittlere; die hinterste fungirt als Anal-, die vorderste als Einströmungsöffnung (Fig. 77). Aehnliche Verhältnisse, was die Richtung des Wasserstromes betrifft, finden sich bei gewissen Muscheln, bei denen der Mantel die Schale ganz oder theilweise umwachsen hat (Scioberetia, Chlamydoconcha etc.). Näheres siehe weiter unten.

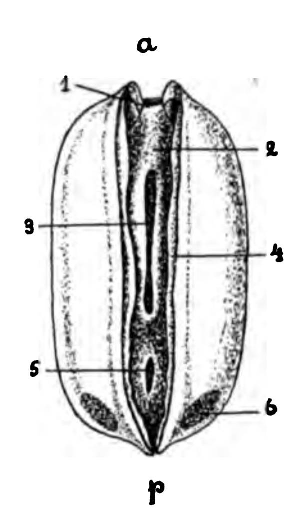



Fig. 77. **Kellya suborbicularis**, von unten gesehen, nach DESHAYES. a Vorn, p hinten, *1* vordere (Einströmungs-)Oeffnung, *2* Verwachsungsstelle der Mantelränder, *3* ventrale oder mittlere Oeffnung zum Austritt des Fusses, *4* mittlere Duplicatur des Mantelrandes, *5* hintere oder Ausströmungsöffnung, *6* hinterer Schliessmuskel.

D. Es giebt eine Reihe von Lamellibranchiern mit geschlossenem Mantel, bei denen ausser den 3 Oeffnungen der vorhergehenden Gruppe noch eine 4. Oeffnung vorkommt, d. h. bei welchen der Mantel 3 Verwachsungsstellen aufweist. Die 4. Mantelöffnung ist immer klein, liegt zwischen der Fussöffnung und der Branchialöffnung und entspricht bei einigen Formen vielleicht einer rudimentären Oeffnung für den Byssus, bei anderen aber einer, auch in den meisten Fällen obsolet gewordenen Oeffnung für einen hinteren, flossenähnlichen Anhang des Körpers (Opisthopodium). Ein solches Opisthopodium findet sich nur bei Pholadomya und Halicardia.

Einen Mantel mit 4 Oeffnungen besitzen folgende Eulamellibranchia. Unter den Myacea Solen, Lutraria, Glycimeris. Ferner viele Anatinacea, so Myochama, Thracia, Chamostrea, die Pholadomyidae und die Clavagellidae (Clavagella und Brechites), Lyonsia norvegica.

Die Analöffnung ist häufig, die Athemöffnung fast immer gefranst, oder in verschiedener Weise von Warzen, Papillen, Tentakeln umstellt, und zwar gleichviel, ob diese Oeffnungen sitzend sind, oder ob sie sich am Ende kürzerer oder längerer Siphonen befinden.

Ueber die Siphonen sei noch Folgendes mitgetheilt. Sie sind contractil und ausdehnbar. Durch besondere Muskeln können sie entweder ganz oder theilweise in die Schale zurückgezogen werden. Diese Muskeln setzen sich hinten rechts und links an die Innenfläche der Schalenklappe an. Dadurch entsteht die Mantelbucht, von welcher später die Rede sein wird.

Die Länge der Siphonen ist sehr verschieden. Durch besonders lange Siphonen zeichnen sich aus die Mactridae, Donacidae, Psammo-

biidae, Tellinidae, Scrobiculariidae, manche Veneracea und Cardiidae, die Mesodesmatidae, Lutraria, die Pholadidae, Teredinidae, Anatinidae und Clavagellidae.

Die Siphonen können in ihrer ganzen Länge getrennt (oft divergirend) sein. Beispiel Galatea unter den Cyrenidae, die Donacidae, Psammobiidae, Tellinidae, Scrobiculariidae (Fig. 78), Mesodesmatidae, Pharus etc. Bei anderen sind sie ihrer ganzen Länge nach verwachsen und sehen aus wie die beiden Läufe einer Doppelflinte. Sie können sogar äusserlich den Eindruck einer einheitlichen Röhre machen, die aber immer im Innern durch eine longitudinale Scheidewand in einen oberen (analen) und einen unteren (branchialen) Kanal zerfällt. Der gemeinsame Sipho kann hie und da, besonders bei Formen, bei denen er nicht in die Schale zurückgezogen werden kann, durch eine besondere Epidermisscheide geschützt sein. In ihrer ganzen Länge vereinigte Siphonen besitzen z. B. die Mactridae, einige Veneracea, Lutraria, Solenocurtus, Solen, die Pholadidae, viele Anatinidae, die Clavagellidae.



Fig. 78. **Scrobicularia piperata, im Schlamm eingegraben.** Der Einströmungssipho nimmt Schlamm als Nahrung ein, der Analsipho steht in die Höhe. Nach MEYER und MÖBIUS.

Hie und da können die Siphonen eine Strecke weit (an ihrer Basis) vereinigt sein, gegen das Ende sich aber trennen und sogar divergiren, z. B. Petricola unter den Veneraceen, Teredo u. s. w.

Die beiden Siphonen sind häufig ungleich lang. Bei Modiolaria (Mytilidae) ist sogar nur der eine, nämlich der anale ausgebildet, während die Branchialöffnung noch nicht von der grossen Mantelspalte getrennt ist. Im Gegensatz hiezu ist der Branchialsipho bei Dreissensia und Scrobicularia viel länger als der Analsipho.

In den Siphonen können Klappen vorkommen, häufiger im Anal-, seltener im Branchialsipho.

## Bedeutung der Ausbildung der Anal- und Branchialöffnung, des Anal- und Branchialsipho.

Die meisten Muscheln sind Schlammthiere. Sie stecken mit dem Vorderende nach unten im Schlamm, in welchem sie sich vermittelst des zwischen den Schalenklappen nach vorn und unten vorgestreckten Fusses bewegen. Das zum Baden der Kiemen, zum Zwecke der Athmung, nöthige Athemwasser kann nur durch die Mantelspalte des hinteren, frei ins Wasser vorragenden Endes des Thieres in die Mantelhöhle aufgenommen und wieder nach aussen abgegeben werden. An dieser Stelle müssen auch die aus dem ganz naheliegenden After austretenden Fäcalmassen aus dem Mantelraume nach aussen entleert werden. Da eine beständige,

geregelte Zu- und Abfuhr von Wasser zum Zwecke der Respiration, sowie zum Zwecke der Zuführung von im Wasser suspendirten Nahrungspartikelchen zum Munde nöthig ist, so verstehen wir die Ausbildung localisirter Stellen für das Ein- und Ausströmen von Wasser. Als Stelle des Ausströmens ist die Stelle des Mantelschlitzes die günstigste, welche unmittelbar hinter der Afteröffnung liegt.

Die Ausbildung von Siphonen steht damit in Zusammenhang, dass viele Muscheln tiefer im Schlamm, im Sand, in Holz, ja in verschiedenem Gestein versteckt leben. Vermittelst der Siphonen stehen sie dann mit der Oberfläche ihres Versteckes und damit mit dem Wasser in Verbindung, so dass, wenn das Thier ungestört bleibt, ein beständiger Strom durch den Branchialsipho in den Mantelraum ein- und dann wieder durch den Analsipho austritt.

Wo die beiderseitigen Mantelränder in grosser Ausdehnung verwachsen sind (geschlossener Mantel), sind die Siphonen immer wohl entwickelt. Ein solcher Verschluss des Mantels findet sich hauptsächlich bei Muscheln, welche in Holz, Lehm, Gestein u. s. w. bohren und bei denen der Fuss im erwachsenen Zustande schwach entwickelt oder ganz rudimentär ist. Es zieht die Verkümmerung des Fusses hier die Verengerung der ursprünglich zu seinem Durchtritt dienenden Mantelspalte (Fussschlitz) nach sich.

Einen weit offenen Mantel mit nicht oder wenig ausgebildeter Anal- und Branchialöffnung finden wir bei Muscheln, die weder im Schlamm, noch in Holz oder Gestein leben, die vielmehr, allseitig vom Wasser bespült, festsitzend oder frei dem Boden der Gewässer aufliegen. Hier kann das Wasser von allen Seiten durch die meist offene Mantelspalte hindurch zwischen Mantelhöhle und Aussenwelt circuliren. Warzen, Papillen, Tentakel, Träger von Sinnesorganen finden wir hier der ganzen Länge des freien Mantelrandes entlang, während sie bei Schlamm- und Bohrmuscheln vorzugsweise am Rande der Branchial- und Analöffnung angehäuft sind.

## Beschaffenheit des Mantelrandes.

Der freie Mantelrand der Muscheln weicht sehr häufig in eine verschiedene Zahl von Falten auseinander, die auf Querschnitten wie fingerförmige Fortsätze desselben erscheinen. Die äusserste Falte liegt immer der Schale dicht an. Der Mantelrand kann mit einer oder mehreren Reihen von Warzen, Papillen, Tentakeln besetzt sein. In ihm finden sich häufig ein- oder mehrzellige Drüsen, Schleimdrüsen, und solche, die als Giftdrüsen (Schutzdrüsen des Mantelrandes) betrachtet worden sind. Weit verbreitet sind Tastzellen am Mantelrand. Selten kommen hier Augen zur Entwickelung. (Vergl. den Abschnitt Sinnesorgane.)

Bei den Pectiniden, Spondyliden und Limiden bildet die innere Mantelfalte einen ziemlich breiten Saum, der vom Mantelrande her bei geöffneter Schale gegen die Medianebene des Körpers zu vorragt (Fig. 33). Die freien, gegenüberliegenden Ränder dieser von rechts und links vorspringenden Falte (Klappe, Vorhang) können sich bei geöffneter Schale berühren, so dass sie den Mantelraum selbst bei geöffneter Schale abschliessen, mit Ausnahme von vorn und hinten.

Bei den Nuculiden mit wohl entwickeltem Schlosse erstrecken sich dorsal, wo jederseits, vorn und hinten, der freie Mantelrand beginnt, Fortsätze des Mantels über den Schlosszähnen hin bis unter das Liga-

ment. Diese Mantelfortsätze (Fig. 30, 79 und 151), die als über den Schlosszähnen gelegene Stäbe erscheinen, hängen mit dem Rückenintegument durch zarte Verbindungsbrücken zusammen. Was die Bedeutung dieser Gebilde, ihre Beziehungen zur Ausbildung der Schale, des Schlosses etc. anbetrifft, muss auf die darüber geäusserten Ansichten in der neueren Litteratur verwiesen werden. (Siehe besonders STEMPELL.)

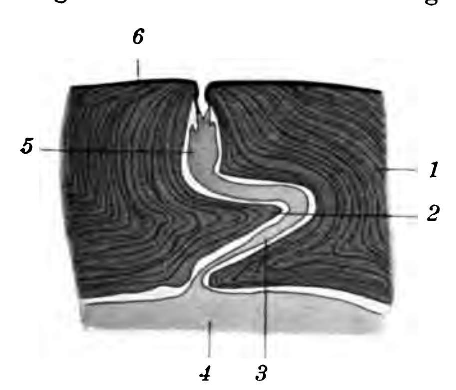



Fig. 79. **Querschnitt durch das Schloss und den Mantelfortsatz eines Nuculiden**, schematisch, nach STEMPELL, 1898. *1* Schale, *2* Schlosszahn, *3* Verbindungsbrücke zwischen Rückenhaut *4* und Mantelfortsatz *5*, *6* Periostracum.

## Fälle, in denen der Mantel die Schale umwächst.

Gleich wie bei anderen Abtheilungen der Mollusken lässt sich auch bei den Lamellibranchiern an einer Formenreihe illustriren, wie die Schale vom freien Mantelrande aus umwachsen und so eine innere, mehr oder weniger rudimentäre werden kann. Die hier zu besprechenden Beispiele sind alle ziemlich nahe verwandt und ordnen sich grösstentheils in eine Familie, die der Galeommidae, ein. Bei der Gattung Galeomma schlagen sich die freien Mantelränder nur wenig über die beiden Schalen-

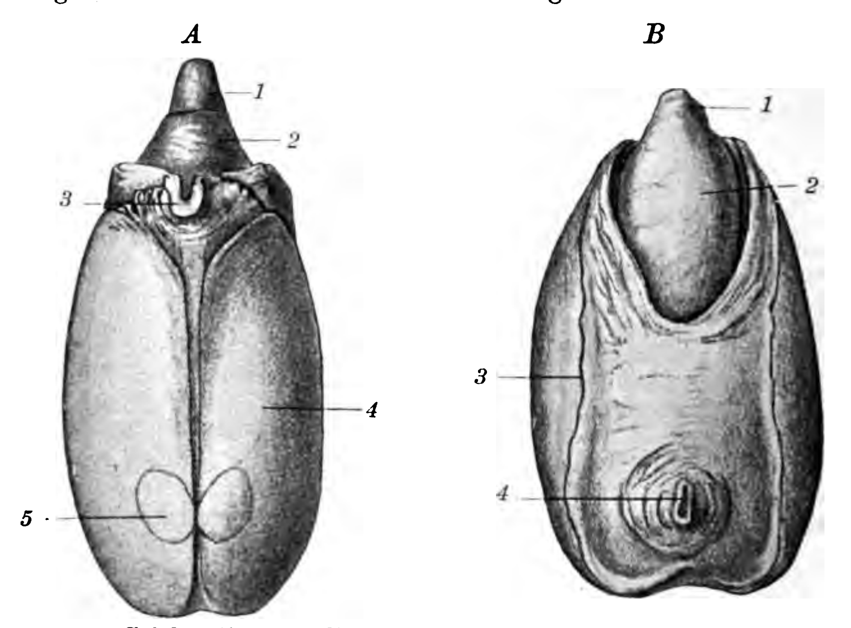



Fig. 80. **Scioberetia australis**, nach BERNARD, 1896. Die Schale ist vollständig vom Mantel umwachsen. *A* Von oben. *1* Fuss, *2* Visceralmasse, *3* incompleter Einströmungssipho, *4* durch den Mantel durchschimmernde Schale, *5* Embryonalschale. *B* Von unten. *1* Fuss, *2* Visceralmasse, *3* durch den Mantel durchschimmernder Rand der Schale, *4* Ausströmungssipho.

klappen weg, während bei Scintilla dieser Process viel weiter gediehen ist und nur noch die oberste Partie der Schale frei bleibt. Endlich reihen sich Formen an wie Chlamydoconcha, Entovalva, Ephippodonta und Scioberetia, bei denen die Schale vollständig eine innere, vom Mantel völlig umwachsene ist. In diesen Fällen wird die Schale klein, klaffend, das Schloss rudimentär, die Schalenmuskeln reduciren sich, bei Chlamydoconcha fehlen die Adductoren vollständig. Bei dieser letztgenannten Form, die äusserlich eher einer Nacktschnecke als einer Muschel gleicht, trägt die die Schale bedeckende Partie des Mantels zahlreiche Papillen, welche sensitive Functionen zu besitzen scheinen. Bei Scioberetia und Chlamydoconcha sind die Mantelränder ventral verwachsen bis auf eine vordere Spalte, durch die der Fuss herausgestreckt wird, und eine hintere siphonartige Ausströmungsöffnung; am vorderen Ende der Fussöffnung bilden die hier wieder zusammentretenden Mantelränder einen nicht vollständig gegen den Fussschlitz abgegrenzten Einströmungs- oder Buccalsipho. Der Fuss, der häufig einen Byssus trägt, kann bei mehreren dieser Formen durch Verbreiterung der Sohle secundär wieder zu einem Kriechfuss werden. (Fig. 80 A und B, 81.)

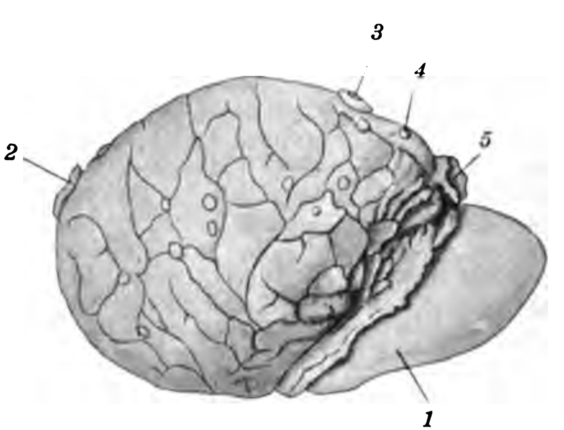



Fig. 81. **Chlamydoconcha Orcutti**, von der rechten Seite, nach BERNARD, 1897. Schale vollständig vom Mantel bedeckt. *1* Fuss, *2* Ausströmungssipho, *3* vordere dorsale Oeffnung im Mantel, von Papillen umstellt, *4* sensitive Papillen auf der Aussenfläche des Mantels, *5* incompleter Einströmungs- oder Buccalsipho.

Bei Entovalva mirabilis, einer im Darme einer Synaptaspecies schmarotzenden Muschel, deren Organisation übrigens noch sehr ungenügend bekannt ist, die aber auch eine innere Schale besitzt, soll die Byssusdrüse in einen Saugnapf umgewandelt sein. (Fig. 82.)

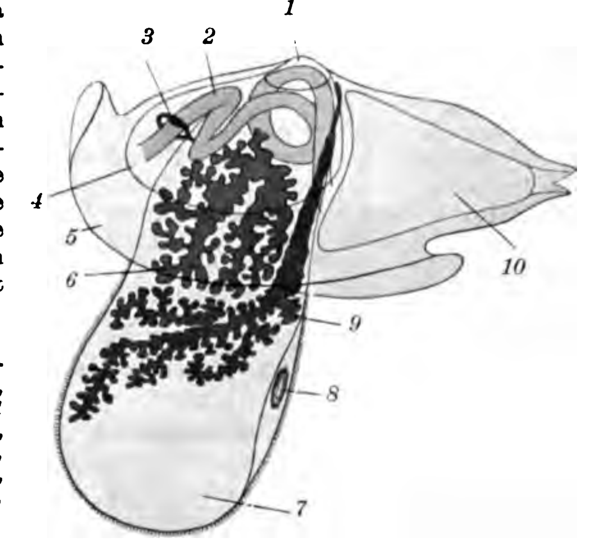



Fig. 82. **Entovalva mirabilis**, von der linken Seite, nach VOELTZKOW, 1890. *1* Schlosstheil der Schale, *2* Darm, *3* Cerebralganglion, *4* Schale, *5* Mantel, *6* Leber, *7* Fuss, *8* Saugnapf, *9* Zwitterdrüse, *10* Brutraum.

## E. Cephalopoda.

### Haut.

Die Haut der Cephalopoden besteht aus einem äusseren Cylinderepithel und einer dicken, darunter liegenden, bindegewebigen Cutis. In dieser Cutis unweit unter dem Epithel und über einer das Licht reflectirenden, häufig silberglänzenden Schicht bindegewebiger Platten finden sich grosse Farbzellen oder Chromatophoren, welche durch abwechselnde Contractionen und Expansionen den berühmten Farbenwechsel hervorrufen.

Diese Chromatophoren sind einzellig und enthalten bald gelben, bald braunen, schwarzen, violetten oder carminrothen Farbstoff, und zwar sowohl in gelöstem, als in an kleine Körnchen gebundenem Zustande. Sie liegen in einer einfachen oder in einer doppelten Schicht. Im letzteren Falle hat das Pigment der Chromatophoren in den beiden Schichten eine verschiedene Farbe. An jede Chromatophore setzen sich radiär in das umgebende Bindegewebe ausstrahlende Faserbündel an und zwar an ihren der Hautoberfläche parallel liegenden Aequator. Contrahiren sich die von einer besonderen, vielleicht elastischen Kapsel umgebenen Chromatophoren, so werden sie fast kugelig. Die Farbkörperchen sind dann dicht zusammengedrängt. Dehnen sich die Chromatophoren aus, so geschieht dies in der Richtung des Aequators, so dass der Abstand von Pol zu Pol ein sehr geringer wird, d. h. die Chromatophoren sehr flach werden. Dabei nimmt jede Chromatophore sehr häufig eine zierlich verästelte Gestalt an, und es vertheilen sich die Farbkörperchen auf eine grosse Fläche. Im Weiteren gehen die Ansichten über die Entwickelung, den Bau und Mechanismus der Chromatophoren trotz zahlreicher Untersuchungen sehr auseinander. (Es ist übrigens noch nicht ausgemacht, ob sich alle Formen gleich verhalten.) Vor allem besteht die Differenz der Meinungen darin, dass nach den Einen die erwähnten, radiär sich ansetzenden Faserbündel bindegewebiger Natur sind und in Folge dessen bei der Ausdehnung der Chromatophore keine active Rolle spielen, während nach den Anderen (und diese Ansicht scheint gegenwärtig besser gestützt) in diesen Theilen Muskelfasern zu erblicken sind, deren Contraction die Ausdehnung der Farbzelle bewirkt. Die Contraction der Chromatophore würde dann durch die elastische Wirkung der Hülle zu erklären sein. Für die zuletzt erwähnte Auffassung sprechen auch besonders die Resultate physiologischer Experimente. Sicher ist auf alle Fälle, dass die Chromatophoren, deren Innervirung durch Verzweigungen der Pallialnerven erfolgt, in ihren Bewegungen von den centralen Theilen des Nervensystems aus regulirt werden. Das Farbenspiel, welches von grossem biologischen und physiologischen Interesse ist und zum Theil unter dem Einflusse des Willens der Thiere steht, kommt durch abwechselndes Contrahiren und Ausdehnen verschieden gefärbter Chromatophoren zu Stande.

Ueber Leuchtorgane bei Cephalopoden siehe Näheres unter Sinnesorgane.

Auf andere besondere Bildungen des Integumentes, die bei manchen Cephalopoden, speciell Oegopsiden in jüngster Zeit beschrieben wurden, kann hier nicht eingetreten werden; es sei in dieser Hinsicht auf die Speciallitteratur verwiesen (besonders Arbeiten von JOUBIN). Erwähnt

sei nur, dass vor einigen Jahren Reste eines Tintenfisches (Lepidoteuthis Grimaldii) im Magen eines Pottwals gefunden wurden, die darauf schliessen liessen, dass der Körper dieses Thieres mit Schuppen bedeckt sei. Neueste Funde machen es aber wahrscheinlich, dass es sich in dem Falle nur um subcutane Papillen handelte, die nach Maceration der Oberhaut zu Tage traten und dem Körper dieses eigenthümliche „beschuppte" Aussehen verliehen.

## Mantel, Eingeweidesack.

Das Wichtigste über den Eingeweidesack und Mantel ist schon oben, p. 43—46, gesagt worden.

Bei Nautilus heftet sich der Körper an der Innenseite der Schale der Wohnkammer rechts und links durch einen kräftigen Muskel an, der auf der Schale einen schwachen Eindruck zurücklassen kann. Zwischen diesen beiden seitlichen Muskelansätzen ist das Integument des Eingeweidesackes in einer schmalen, ringförmigen Zone ebenfalls mit der Innenfläche der Wohnkammerschale verwachsen (Verwachsungsband), so dass das im gekammerten Gehäuse befindliche Gas nicht nach aussen entweichen kann (Fig. 42). Ausser dem genannten ringförmigen Verwachsungsband oder Annulus soll nach neuerer Angabe noch eine weitere Verwachsungszone vorkommen, welche über der ersteren gelegen ist und auch von den Schalenmuskelansätzen ausgeht, aber nicht rings herum verläuft, sondern sich auf die hintere Seite des Eingeweidesackes beschränkt. Während Integument und Mantel unter dem Verwachsungsrand (d. h. gegen die freie Oeffnung der Wohnkammer zu) derb, fleischig, musculös sind, ist das Integument des über dem Verwachsungsband liegenden Theiles des Eingeweidesackes (welcher sich an die letzte Scheidewand anlegt) zart und weich. Der Sipho bildet die Fortsetzung des dorsalen Endes des Eingeweidesackes, durchbohrt die Scheidewände der Kammern, ist aber da, wo er den Hohlraum einer Kammer durchläuft, allseitig umgeben von einer Fortsetzung des Kammerseptums, so dass er in seiner ganzen Länge in eine Röhre eingeschlossen erscheint; diese Röhre wird als Schalensipho bezeichnet; sie ist jeweilen in dem unmittelbar an das Septum nach hinten anschliessenden Theile bedeutend fester gebaut (Düte) als im folgenden, der vorhergehenden Scheidewand näher liegenden Abschnitt (Hülle). Der (fleischige) Sipho besitzt in seinem Innern einen ihn in der ganzen Länge durchziehenden Hohlraum, einen Kanal, der mit der Abtheilung des Cöloms, in welcher die Gonade gelegen ist, communicirt. Dieser Kanal ist selbst wieder von einem Epithel ausgekleidet, das die Fortsetzung des Cölomepithels bildet; es wird umgeben von lockerem Bindegewebe, dessen Lücken mit venösem Blute gefüllt sind; ausserdem verläuft in diesem Bindegewebe ein besonderes, arterielles Blut enthaltendes Gefäss, die Siphonalarterie (siehe Abschnitt: Blutgefässsystem). Beim Nautilusweibchen liegt die Nidamentaldrüse (siehe Geschlechtsorgane) in der freien Mantelfalte, freilich nahe der Stelle, wo sie sich vom Eingeweidesack abhebt. Es treten also hier Theile, welche sonst im Eingeweidesack liegen, aus diesem in die Mantelfalte ein. Vergl. auch die Anmerkung p. 125. Der freie Mantelrand schlägt sich bei Nautilus auf der vorderen Seite des Thieres lappenförmig über den nächstliegenden Theil der Schale weg (Fig. 42). Dieser so bedeckte Schalentheil, der, weil die Schale (in Bezug auf das Thier) nach vorn eingerollt ist, einer älteren Schalenpartie angehört, ist sofort an einer

schwarzen Färbung kenntlich. Der schwarze Firniss, welcher sich an dieser Stelle findet, wird von einem bestimmten Drüsenbezirk des Mantellappens abgesondert und soll wohl die durch verschiedene äussere Einwirkungen rauh gewordene Schalenoberfläche ausglätten, damit das in der Schale weiter vorrückende Thier hier leichter neue Schalensubstanz absondern kann.

Wir wollen an dieser Stelle die Betrachtung von Mantel, Eingeweidesack und deren Beziehungen zur Schale bei Spirula anfügen, jener Form unter den lebenden Dibranchiaten, bei welcher sich eine vielkammerige und eingerollte Schale einzig noch deutlich erhalten hat. Diese Schale ist jedoch von der Nautilusschale wesentlich verschieden: erstens kann die letzte Kammer (Wohnkammer bei Nautilus) lange nicht mehr das ganze Thier, sondern nur noch einen kleinen Theil des Eingeweidesackes beherbergen; zweitens ist die Schale grösstentheils eine innere, d. h. bis auf 2, vorn und hinten gelegene, dem dorsalen Ende genäherte Partien im Körper des Thieres vollständig eingeschlossen; drittens ist sie endogastrisch, d. h. nach hinten zu, eingerollt. Das Verständniss für die Beziehungen von Thier und Schale bei Spirula wird uns durch die Betrachtung der nebenstehenden Schemata erleichtert (Fig. 83).

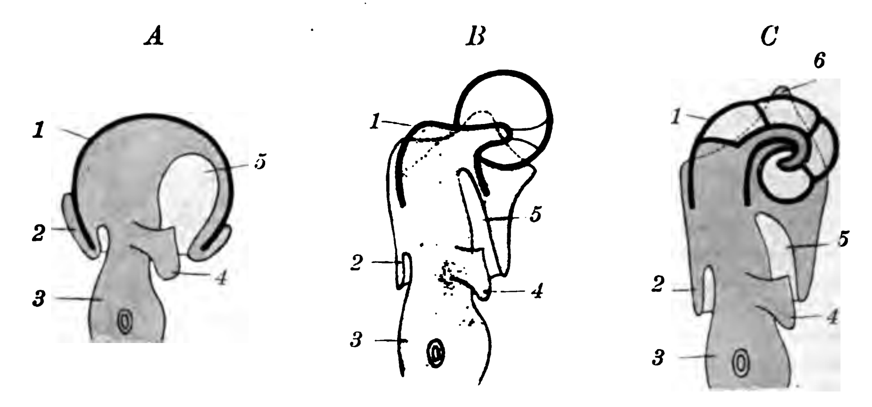



Fig. 83. **Schemata hypothetischer Embryonalstadien von Spirula,** nach HUXLEY und PELSENEER, 1895 [1]). Nähere Erklärung siehe im Text. *A* Thier in der Embryonalschale, *B* mit zweikammeriger Schale, *C* mit fünfkammeriger Schale. *1* Schale, *2* Mantel, *3* Kopf, *4* Trichter, *5* Mantelhöhle, *6* Endscheibe.

Sie stellen hypothetische Entwickelungsstadien von Spirula dar. (Die wirkliche Embryonalentwickelung ist zur Zeit noch nicht bekannt.) Fig. 83 A: Das Thier steckt zunächst mit dem ganzen Eingeweidesack sammt Mantel und Mantelhöhle in der Schale, die auf diesem frühen Entwickelungsstadium nur durch eine Kammer, die Embryonalkammer, repräsentirt wird. So ist das Verhältniss zwischen Thier und Schale ähnlich wie bei Nautilus zwischen Thier und Wohnkammer. Fig. 83 B und C: Bei der weiteren Entwickelung, während der durch Absonderung von Scheidewänden und unter stetem Vorrücken des Thieres in der sich einrollenden Schale neue Kammern gebildet werden, deren letzte stets die Wohnkammer ist, tritt nun der grösste Theil des Eingeweidesackes und die Region der Mantelhöhle aus der Schale heraus, zugleich umwächst der Mantel mit einer Duplicatur die Schale von aussen, doch

1) Bei Fig. 44 zu corrigiren (statt PELSENEER, 1894).

nicht allseitig, sondern nur auf der rechten und linken Seite, während er vorn und hinten die Schale zum Theil frei lässt. Diese rechts und links über die Schale vorwachsenden Partien des Mantels vereinigen sich dorsal zu der sogenannten Endscheibe. Die letztere wird also vorn und hinten von den dorsalen Rändern jener Oeffnungen begrenzt, durch welche die letzte Schalenwindung von aussen sichtbar ist.

An dieser Endscheibe sitzt jederseits eine kleine Flosse, deren Anheftungsweise von der bei Dibranchiern gewöhnlichen Art der Befestigung insofern abweicht, als die Insertionslinie bei Spirula in der Richtung von vorn nach hinten verläuft, während die Flossen der anderen Dibranchier in dorso-ventraler Richtung angeheftet sind. Zwischen den Flossen findet sich auf der Endscheibe eine Oeffnung, die in eine Höhlung führt (aborale Grube, fossette aborale), in der eine conische Papille sitzt. Die Bedeutung dieses Organes ist ganz unbekannt (Fig. 84).

Die letzte Schalenkammer von Spirula, viel zu klein, um den ganzen Eingeweidesack aufzunehmen, wird von einer Partie des Integumentes ausgekleidet, welche die Schale absondert. Von den Eingeweiden liegt bloss ein Theil der Leber in der Kammerhöhlung. Wie bei Nautilus setzt sich der Eingeweidesack in den häutigen Sipho fort, der durch alle Schalenkammern, eingeschlossen in dem von ihm abgesonderten Schalensipho, hindurchzieht. Sein Hohlraum ist mit Blut erfüllt und scheint mit der Leibeshöhle nicht zu communiciren. Die Schalenmuskeln (Retractoren des Kopfes und Trichters) heften sich an die letzte Schalenkammer auf deren äusserer Seite an.

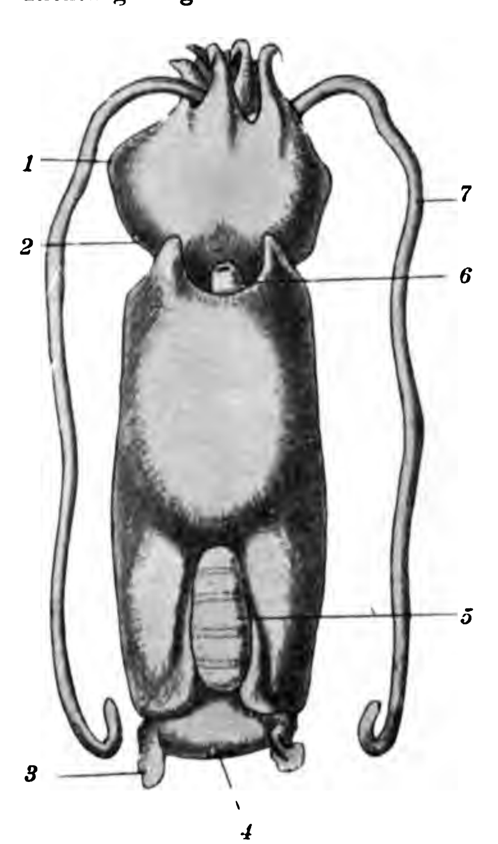



Fig. 84. **Spirula**, Weibchen, von hinten, nach PELSENEER, Mollusques. *1* Augengegend, *2* Riechgrube, *3* Flosse, *4* Oeffnung in der Endscheibe, die in die aborale Grube führt, *5* Schale, *6* Trichter, *7* Tentakelarm.

Flossen finden sich bei den besseren Schwimmern unter den Dibranchia. Den Octopoden, die sich durch plumpe, gedrungene Gestalt des Eingeweidesackes auszeichnen, fehlen sie mit Ausnahme der merkwürdigen Gattung Cirroteuthis und verwandter Formen. Bei den Decapoden sind sie ganz allgemein verbreitet und von sehr wechselnder Form, Anordnung und Ausdehnung.

Bei Sepia (Fig. 134) und Sepioteuthis inseriren die Flossen am seitlichen Körperrand und zwar in der ganzen Höhe (Länge) des Eingeweide-

sackes. Sie bezeichnen also hier die Grenze zwischen Vorder- und Hinterseite (physiologische Rücken- und Bauchseite) des Eingeweidesackes. Bei Rossia, Sepiola und Sepioloidea sind sie annähernd halbkreisförmig und inseriren als deutlich abgesetzte Anhänge auf der Vorderseite des Eingeweidesackes, ungefähr in seiner halben Höhe. Aehnlich verhält sich Cirroteuthis, wo die rundlichen Flossenlappen mit stielförmig verschmälerter Basis dem Rumpfe aufsitzen (Fig. 49). Am dorsalen Ende des Eingeweidesackes, auf dessen Vorderseite, inseriren die dreieckigen oder halbkreisförmigen Flossen bei Cranchia, Histioteuthis, Onychoteuthis, Loligo (Fig. 45), Loligopsis, Ommastrephes etc. Da diese Anheftungsweise am dorsalen Ende des Eingeweidesackes besonders bei den Oegopsiden und auch bei Spirula, also bei Formen, die als phylogenetisch ältere zu betrachten sind, vorkommt, ist die Annahme berechtigt, dass die Flossen sich zuerst an dieser dorsalen Partie des Eingeweidesackes entwickelten und sich von hier weg nach den Seiten des Körpers und zugleich nach unten (kopfwärts) ausdehnten (Sepia, Sepioteuthis). Gestützt wird diese Ansicht durch die Entwickelungsgeschichte, die zeigt, dass bei Formen mit weit ausgedehnten Flossen die letzteren sich zunächst am aboralen Ende des Körpers anlegen (siehe verschiedene Figuren im Abschnitt Ontogenie).

Bei der Gattung Ctenopteryx bestehen die zwei Flossen je aus einer Reihe von musculösen Fäden, die an der Basis durch eine dünne Membran verbunden sind und am seitlichen Körperrand inseriren (Fig. 85).

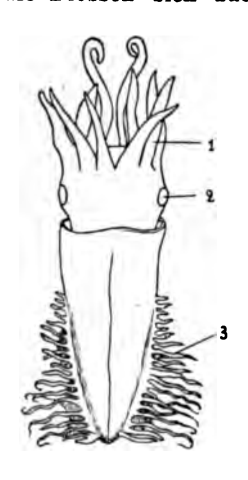


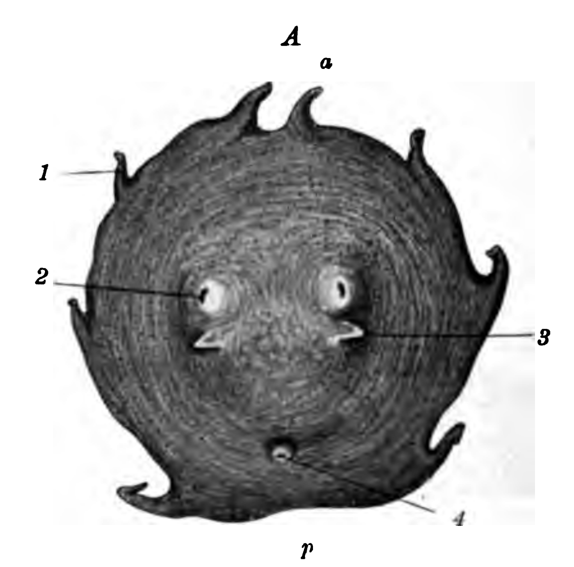

Fig. 85. **Ctenopteryx fimbriatus**, von vorn, nach APPELLÖF, 1890, vereinfacht. *1* Kopfarme, *2* Auge, *3* Flossen.

Bei manchen Dibranchiern kommt es zu einer Verwachsung des freien Randes der Mantelfalte mit dem darunter liegenden Integumente des Kopffusses. Diese Verbindung geschieht durch ein über den Nacken hinwegziehendes musculöses Band, das Nackenband. Den meisten Decapoden fehlt eine solche Kopfnackenverbindung, so dass hier der Mantelrand rings um den Körper herum frei ist. Ausnahmen bilden die Gattungen Cranchia, Loligopsis und Verwandte unter den Oegopsiden, sowie eine Reihe von Vertretern der Familie der Sepiolidae (Sepiola, Sepiadarium, Sepioloidea etc.) unter den Myopsiden, bei denen eine im Allgemeinen schmale Kopfnackenverbindung besteht. Eine solche kommt allen Octopoden zu, wo sie, von Argonauta ausgehend, bei Philonexis und Octopus immer breiter wird, bis sie schliesslich bei Cirroteuthis sich auch auf die Hinterseite (physiologische Bauchseite) erstreckt, so dass der Mantelrand hier nur an einer beschränkten Stelle frei bleibt und eine in die Mantelhöhle führende Oeffnung umsäumt, durch welche der Trichter hervortritt (Fig. 49).

Bei dieser Gelegenheit sei auf eine Cephalopodenform aufmerksam gemacht, die mit Cirroteuthis nahe verwandt ist und deren Organisation das lebhafteste Interesse beansprucht, nämlich Opisthoteuthis (Fig. 86 A u. B).

Nur wenige Exemplare dieser in der Tiefsee lebenden Octopoden sind bis dahin bekannt geworden. Sie interessiren vor allem deshalb,

weil man an ihnen den für die Cephalopoden sonst so charakteristischen, bald plumpen, bald hoch ausgezogenen, aber stets deutlich abgesetzten Eingeweidesack vermisst (wenigstens bei O. depressa). Der Körper ist ziemlich plattgedrückt, scheibenförmig: auf der Unterseite bemerkt man den Kranz der durch eine stark entwickelte Membran verbundenen 8 Arme, in der Mitte der Unterseite die Mundöffnung, dorsal liegen die Augen und unweit dahinter die 2 kleinen Flossen. Gegen das Hinterende zu, auf der dorsalen Seite, findet sich, ähnlich wie bei Cirroteuthis, die enge Oeffnung, die in eine kleine Mantelhöhle führt, welche alle typischen Mantelorgane enthält und aus der der Trichter herausragt. Würde man, um ein drastisches Bild zu gebrauchen, einen gewöhnlichen Octopoden, etwa Octopus, mit plumpem, beutelförmigem Eingeweidesack in dorsoventraler Richtung zusammendrücken, so dass der Eingeweidesack sammt Mantelhöhle und Trichter gewissermaassen in den Kopffuss hineingequetscht erschiene, während die Unterseite des Kopffusses, die Innenfläche der Arme, sich zu einer flachen Scheibe ausbreitete, so erhielte man etwa eine Opisthoteuthis-ähnliche Form, bei der die Oeffnung der Mantelhöhle und des Trichters (bei morphologischer Orientirung) nicht mehr nach unten, sondern nach hinten gerichtet sind. Entsprechend der äusseren Form ist die Lagerung der inneren Organe verändert, so steigt z. B. der Darm nicht mehr in den Eingeweidesack empor, biegt oben um und mündet schliesslich wieder ventralwärts in die Mantelhöhle, vielmehr



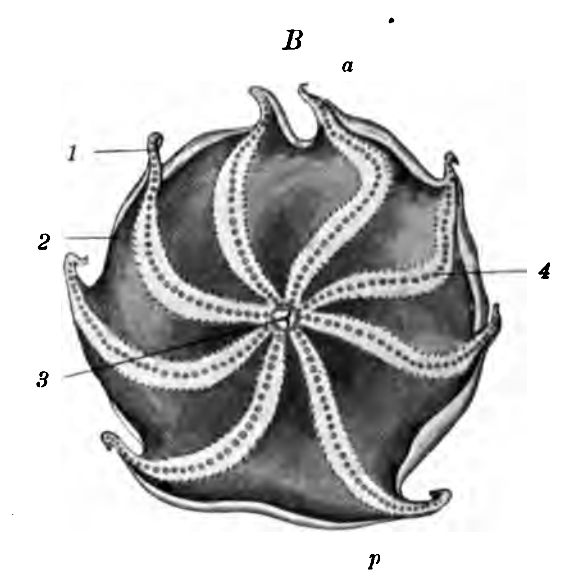




Fig. 86. **Opisthoteuthis depressa,** nach IJIMA und IKEDA, 1895. *a* Vorn, *p* hinten. ***A*** Von oben. *1* Spitzen der Arme, *2* Auge, *3* Flosse, *4* Trichter. ***B*** Von unten. *1* Spitzen der Arme, *2* Membran, welche die Arme verbindet, *3* Mundöffnung, *4* Saugnäpfe auf der Unterseite der Arme.

verläuft er mehr oder weniger gerade vom Pharynx weg nach hinten (Fig. 87). So stellt sich Opisthoteuthis als ein Cephalopode vor, der in manchen Organisationsverhältnissen secundär wieder ursprüngliche Weichthiercharaktere zur Schau trägt, dabei aber selbstverständlich als gerade besonders hoch differenzirte Form zu betrachten ist.

Sehr verbreitet sind Einrichtungen, welche dazu bestimmt sind, die Mantelfalte an der unter ihr liegenden Körperwand zu befestigen. Diese Befestigung ist entweder eine vorübergehende oder eine dauernde. Im ersteren Falle handelt es sich um die sogenannten Mantelschliesseinrichtungen, den „appareil de résistance“, im letzteren Falle um häutige oder musculöse Verlöthungen zwischen Mantel und Leibeswand.

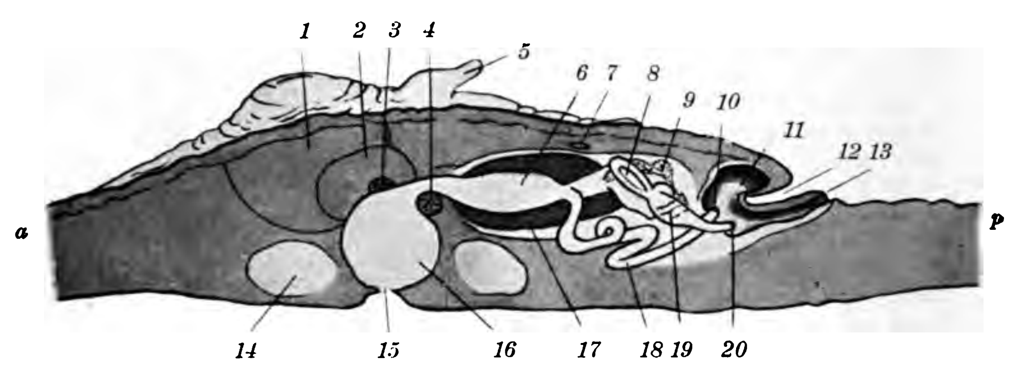



Fig. 87. **Opisthoteuthis depressa,** schematisirter medianer Längsschnitt, nach IJIMA und IKEDA, 1895. *a* Vorn, *p* hinten, *1* rechter Augenbulbus, *2* Ganglion opticum, *3* Cerebralganglion, *4* Pedalganglion, *5* rechte Flosse, *6* Magen, *7* Rückenknorpel, *8* Prostata, *9* Hoden, *10* Anus, *11* Mantelhöhle, *12* Oeffnung der Mantelhöhle, *13* äussere Oeffnung des Trichters, *14* Armbasis, *15* Mund, *16* Pharynx, *17* Leber, rechte Hälfte, *18* Darm, *19* Spermatophorensack, *20* Oeffnung des Penis.

1) Mantelschliesseinrichtungen. Wir unterscheiden paarige und unpaare. Die ersteren treffen wir an der Hinterseite des Körpers in der Mantelhöhle nahe an ihrem unteren Ende, rechts und links an der Trichterbasis und an den gegenüber liegenden Stellen der inneren Oberfläche der Mantelfalte. Die unpaare Mantelschliesseinrichtung hingegen finden wir an der Vorderseite am Nacken. Da alle diese Einrichtungen dazu dienen, die Mantelhöhle von der Aussenwelt abzuschliessen, so bedarf die Thatsache keiner besonderen Erläuterung, dass ihre Ausbildung im umgekehrten Verhältniss zur Ausdehnung der Kopfnackenverbindung steht. Wo letztere fehlt, wie z. B. bei Sepia, da sind die Mantelschliesseinrichtungen hoch entwickelt; wo sie sehr breit ist, wie z. B. bei Octopus, bildet sich der Mantelschliessapparat zurück oder kann gänzlich fehlen. Im Allgemeinen handelt es sich um knorpelige Vorsprünge (und häufig dazukommende Vertiefungen) an der der Mantelhöhle zugekehrten inneren Seite der Mantelfalte, welche genau zu entsprechenden knorpeligen Vertiefungen (und ihnen häufig anliegenden Vorsprüngen) der gegenüberliegenden Leibeswand passen (vergl. Fig. 134). Die besondere Gestalt der Mantelschliessknorpel und Nackenknorpel ist von systematischer Bedeutung.

Die bei den Decapoden fast allgemein vorhandenen knorpeligen Schliesseinrichtungen (sie fehlen z. B. bei Cranchia) erhalten sich noch bei den Octopoden in fleischigem und überdies mehr oder weniger modificirtem Zustande oder fehlen gänzlich (z. B. Cirroteuthis). Zuerst verschwindet selbstverständlich mit dem Auftreten der Kopfnackenverbindung der Nackenschliessapparat. Dieser fehlt z. B. schon unter den Decapoden bei der Gattung Sepiola, welche eine feste Kopfnackenverbindung besitzt.

2) Fixe Verbindungen zwischen Mantelfalte und darunter liegender Leibeswand durch die Mantelhöhle hindurch finden sich nur bei solchen Cephalopoden, bei denen der Mantelschliessapparat stark rückgebildet ist oder gänzlich fehlt. So ist bei Octopus und Eledone der Mantel durch einen medianen Muskel über dem Trichter an die Leibeswand befestigt. Dieser Muskel besteht aus 2 einander eng anliegenden Lamellen, die den After zwischen sich fassen. Bei Cranchia ist der freie, dorsale Trichterrand (an der sogenannten Trichterbasis) rechts und links durch ein häutiges Band mit der Mantelfalte verwachsen. Aehnliches findet sich bei Loligopsis und Sepiadarium.

Wasserporen. In der Umgebung des Mundes, an der Basis der Arme, auf der Vorderseite des Kopfes oder in der Gegend des Trichters kommen bei vielen Cephalopoden Oeffnungen vor, welche in kleinere oder grössere Taschen der Haut hineinführen. Diese sind bei guten Schwimmern am besten entwickelt, doch ist über die Function dieser Organe nichts bekannt. Die Oeffnungen an der Basis der Arme finden sich bloss bei Decapoden und zwar in der Nähe der Tentakelarme; die Höhlungen, in die sie sich öffnen, dienen bei einigen Formen (Sepia, Rossia z. B.) dazu, die Tentakelarme in sich aufzunehmen. Poren an der Vorderseite des Kopfes besitzen nur die Philonexidae unter den Octopoden, solche in der Gegend des Trichters und um den Mund herum kommen sowohl bei Decapoden wie bei Octopoden vor.

## IV. Die Schale.

### A. Allgemeines.

#### Formverhältnisse der Schale. Beziehungen derselben zum Weichkörper.

Wir können die verschiedenen Schalenformen der Mollusken von einer napf- oder tellerförmigen Schale ableiten, welche den Körper vom Rücken her bedeckt. Eine solche Schale bietet hinreichenden Schutz bei Thieren, welche wie Fissurella, Patella etc. mit ihrem scheibenförmigen, wie ein Saugnapf wirkenden Fusse einer harten Unterlage fest und fast unbeweglich aufsitzen. Der Weichkörper ist dann einerseits durch die Schale, andererseits durch die Unterlage geschützt. Bei beweglichen Mollusken zeigt sich aber die Tendenz, den ganzen Körper ausschliesslich durch die eigene Schale zu schützen.

Diese Tendenz kommt in verschiedener Weise zur Geltung.

Bei den Chitoniden gliedert sich die Schale in aufeinander folgende, gegen einander verschiebbare Stücke. Diese gegliederte Schale vermag den Gesammtkörper zu schützen, indem sie dem Chiton gestattet, sich nach Art eines Gürtelthieres oder einer Assel einzurollen.

Bei den Muscheln wird der Schutz des gesammten Weichkörpers erreicht durch Ausbildung einer zweiklappigen Schale, aus welcher der Fuss vorgestreckt werden kann, und welche, wenn die beiden Klappen sich schliessen, den ganzen Weichkörper mitsammt dem zurückgezogenen Fuss allseitig vollkommen umschliesst.

Bei den Gastropoden, Scaphopoden und Cephalopoden herrscht ein anderes Princip bei dem möglichst allseitigen und vollständigen Schutz des Körpers durch die Schale. Die Schale ist nämlich hoch thurmförmig ausgezogen und in Folge dessen so geräumig, dass nicht nur der Eingeweidesack in ihr Platz findet, sondern auch der Kopf und Fuss in sie zurückgezogen werden können. Auch die einzige noch übrig bleibende unbesetzte Oeffnung, die schwache Stelle des Panzerthurmes, kann sehr häufig durch einen harten Deckel vollständig verschlossen werden.

Eine hoch thurmförmig ausgezogene Schale ist einem freibeweglichen Thiere eine unbequeme Bürde. Sie ist wegen der grossen Oberfläche ein Hinderniss der Locomotion. Eine Verkleinerung der Oberfläche wird bewirkt dadurch, dass sich bei den in Betracht kommenden Gastropoden und Cephalopoden die Schale aufrollt, sei es in einer Ebene, sei es in einer Kegelspirale.

Im letzteren Falle ist die Schale fast immer rechts gewunden. Um zu bestimmen, ob eine Schale rechts oder links gewunden ist, stellt der Beobachter dieselbe (Fig. 88) so vor sich hin, dass ihre Spitze nach oben, ihre Mündung nach unten gerichtet und dem Beobachter zugekehrt ist. Liegt dann die Mündung rechts, so ist die Schale rechts gewunden, liegt sie links, so ist die Schale links gewunden.

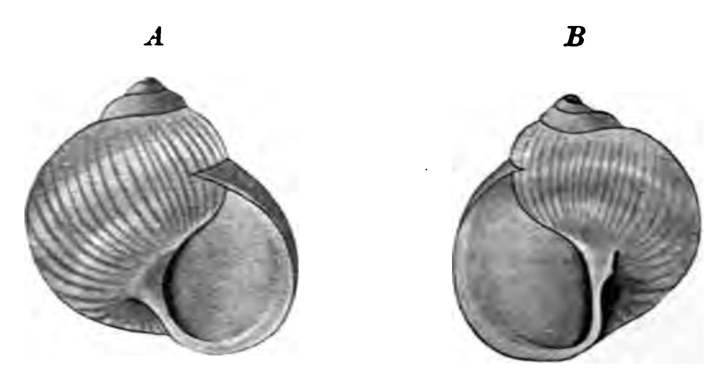



Fig. 88. *A* **Rechtsgewundene**, *B* **linksgewundene Schale von Helix pomatia.**

Eine ebenso auffallende, wie in den meisten Fällen unerklärte Erscheinung ist das Rudimentärwerden und schliessliche vollständige Schwinden der Schale, welches in fast allen Molluskenklassen, ja sogar innerhalb kleinerer Molluskengruppen constatirt werden kann. (Die Solenogastres innerhalb der Amphineuren, einzelne Heteropoden und Titiscania unter den Prosobranchiern, manche Pulmonaten, sehr viele Opisthobranchia und die meisten heute lebenden Cephalopoden.)

Der Nachweis ist in fast allen Fällen sicher erbracht, dass die Formen mit rudimentärer oder fehlender Schale von Formen mit wohl

entwickelter Schale abgeleitet werden müssen. Alle Nacktschnecken besitzen wenigstens auf jungen Entwickelungsstadien eine Schale.

Die Rudimentation der Schale in den verschiedenen Reihen vollzieht sich häufig unter folgenden Erscheinungen, auf die weiter unten näher eingegangen wird. 1) Die Schale wird zunächst eine innere, dann nimmt sie 2) an Grösse ab, so dass sie nicht mehr den ganzen Weichkörper bergen kann; 3) der Eingeweidesack verstreicht; 4) die Schale findet sich nur noch als isolirte Kalkkörperchen im Rückenintegument; 5) auch diese fehlen, und die Schale kommt nur noch embryonal vor.

Den Grund oder mit anderen Worten den Nutzen des Rudimentärwerdens der dem Körper so eminent zum Schutze gereichenden Schale, welche in so hohem Grade bestimmend auf die Gesammtorganisation der Weichthiere zurückwirkt, vermag man nur in wenigen Fällen deutlich zu erkennen. Wie in jeder grösseren Abtheilung des Thierreiches, so vermag sich auch in den verschiedenen Molluskengruppen die Organisation den verschiedensten Verhältnissen anzupassen.

Ich will einige Fälle, in denen der Nutzen der Schalenrudimentation einigermaassen einleuchtet, citiren:

1) Bei freischwimmenden pelagischen Thieren. Die Schale beschwert den Körper zu sehr und bietet zu grossen Reibungswiderstand.

2) Bei Testacella und Verwandten, Regenwurmjägern, welche die Würmer bis in ihre engen Gänge und Röhren verfolgen.

3) Bei Schnecken, die im dichten Korallen-, Bryozoen-, Hydroid- oder Algengestrüpp weiden. (Viele Nudibranchier.)

4) Beim Uebergang zur vollkommen parasitischen Lebensweise (Endoparasiten). Die Schale wird als Schutzorgan überflüssig.

Bei Verlust der Schale treten meist compensatorische Schutzeinrichtungen auf: grosses Regenerationsvermögen besonders der leicht abfallenden Körperanhänge, Selbstamputation, Schutz durch Nesselzellen, Schutzfarben (?), Schreckfarben (??).

Die räuberischen Cephalopoden sind geschützt durch die mit einer sehr hoch entwickelten Organisation im Einklang stehenden Geschicklichkeit im Schwimmen, das gut ausgebildete Sehvermögen, die grosse Muskelkraft, die starken Kiefer, das entleerte Secret des Tintenbeutels, den zum Theil mimetischen Farbenwechsel u. s. w.

Bei verschwundener Schale erhalten sich immer gewisse Organisationsverhältnisse, die nur als Reminiscenzen eines beschalten Zustandes verständlich sind. (Beispiel: seitliche Lage der Geschlechtsöffnung, der Nierenöffnung und zum Theil auch des Afters bei den Nudibranchiern.)

## Chemische Zusammensetzung der Schale.

Die Molluskenschale besteht zum grössten Theil aus kohlensaurem Kalk mit Spuren von phosphorsaurem Kalk und einer dem Chitin verwandten organischen Grundlage, dem Conchiolin oder Conchin, wie dieselbe nach neuerem Vorschlag ebenso zutreffend und kürzer benannt wird. Ausserdem können verschiedene Farbstoffe in der Schale vorkommen.

## Structur der Schale.

Die Schale der Lamellibranchier besteht aus 3 geschichteten Lagen, einer äusseren, einer mittleren und einer inneren, der äusseren Oberfläche des Mantels anliegenden. Die ganze Schale ist als eine Cuticularbildung aufzufassen.

Die äussere Schicht (Schalenoberhaut, Epidermis, Cuticula, Periostracum) ist der physikalischen Beschaffenheit nach hornartig und entbehrt der Kalksalze. An den älteren Theilen der Schale geht sie gewöhnlich verloren.

Die mittlere Schicht (Säulenschicht, Prismenschicht, Porzellanschicht) besteht aus meist auf der Schalenoberfläche senkrecht stehenden, dicht gedrängt stehenden, schlanken Kalkprismen (Kalkzellen, Kalksäckchen).

Die innere Schicht (Perlmutterschicht) hat ein fein-blättriges Gefüge. Die sehr dünnen, durchscheinenden Kalkblätter, welche sie zusammensetzen, sind zart wellenförmig gefältelt. Dadurch werden an der inneren, dem Mantel aufliegenden Oberfläche dieser Schicht dicht gedrängte, wellenförmig verlaufende Linien erzeugt, welche durch Interferenz den Perlmutterglanz bedingen. Die Perlen der Perlmuscheln bestehen aus der Substanz dieser Schicht.

Im einzelnen bietet die Beschaffenheit der 3 Schichten hier und bei den übrigen Mollusken grosse Verschiedenheiten.

Die äussere und die mittlere Schicht werden am freien Mantelrande, die innere vom Epithel der ganzen äusseren Oberfläche des Mantels gebildet.

Was die Structur der Schalen der Gastropoden und Cephalopoden anbetrifft, so besteht die Hauptmasse derselben aus der mittleren oder Porzellanschicht, die aber eine von der der Lamellibranchier sehr abweichende Structur besitzt. Seltener ist diese Schicht aussen von einem Schalenhäutchen überzogen. Auch die innere Perlmutterschicht fehlt sehr häufig.

## Wachsthum der Schale.

Es ist lehrreich, das Wachsthum der Molluskenschale mit dem Wachsthum des Arthropodenexoskeletes zu vergleichen. Bei den Arthropoden entwickelt sich das mit der Molluskenschale vergleichbare chitinige Exoskelet an der gesammten Oberfläche des Körpers und seiner Anhänge. Dieses Skelet, einmal gebildet und erhärtet, sargt den Körper allseitig ein, weist ihm eine bestimmte Ausdehnung an, ist nicht wachsthumsfähig. Daher bei den Arthropoden die das Wachsthum des Körpers allein ermöglichenden Häutungen. Die Schale der Mollusken hingegen ist eine offene. Sie hat bei den Gastropoden und Cephalopoden die Gestalt eines um eine Axe herum gewundenen Kegelmantels. Die Oeffnung liegt an der Basis des Kegels. Indem hier zum Mündungsrande der Schale immer neue Schalentheile hinzugefügt werden, wächst die Schale, ohne im Wesentlichen ihre Form zu verändern, mit dem fortwachsenden Thier. Die Zuwachsstreifen an der Oberfläche der Schale verrathen uns noch bei der erwachsenen Schnecke die Wachsthumsphasen ihrer Schale. Bei dem Wachsthum des Thieres bleiben entweder die ältesten obersten Windungen immer noch vom obersten Ende des Eingeweidesackes erfüllt, wie das bei den meisten Schnecken der Fall ist, oder sie werden vom Thier auf-

gegeben, das sich also beim Wachsthum der Schale immer weiter von der Spitze derselben zurückzieht. Dabei bleiben die verlassenen, ältesten und obersten Windungen entweder leer, oder sie werden ganz oder theilweise mit Schalensubstanz ausgefüllt. In diesem letzteren Falle können die obersten Windungen successive verloren gehen, abgeworfen werden. Nautilus und Verwandte bilden beim Wachsthum periodisch in immer grösser werdenden Abständen quere Scheidewände, so dass die verlassene Schale gekammert und mit Gas erfüllt ist, während das Thier in der zuletzt gebildeten, grössten, nach aussen offenen Wohnkammer sitzt.

In ganz ähnlicher Weise erfolgt das mit dem Wachsthum des Körpers gleichen Schritt haltende Wachsthum der Schale der Muscheln dadurch, dass dem freien Rande der Schalenklappen vom Mantelrande her immer neue Schalensubstanz (Oberhäutchen und Prismenschicht) zugefügt wird, während die ganze äussere Mantelfläche der Innenfläche der so gebildeten Schale neue Lagen der Perlmutterschicht von innen hinzufügt. Auch an der Oberfläche der Muschelschale können wir an den concentrischen Zuwachsstreifen die aufeinander folgenden Phasen ihres Wachsthums verfolgen.

## B. Specielles.

**1. Amphineura.** Vergleiche den vorhergehenden Abschnitt p. 46—51.

### 2. Gastropoda.

Zu dem oben über die Gastropodenschale Gesagten wollen wir hier nur noch Weniges hinzufügen. Die Schale ist spiralig um eine Axe aufgerollt, das ist die Regel. Selten ist die Spirale so stark niedergedrückt, dass, wie z. B. bei Planorbis, die Windungen fast in eine Ebene zu liegen kommen und eine fast symmetrische Schale zu Stande kommt. An einer solchen spiralig aufgerollten Schale ist eine ganze Reihe einzelner Theile und Merkmale hervorzuheben, die bei der Vergleichung der verschiedenen Schalenformen von Wichtigkeit sind, von denen aber nur diejenigen genannt werden sollen, die hier bei den Betrachtungen über die Schale im Allgemeinen als bekannt vorausgesetzt werden müssen. Die Spitze der Schale, der Apex, ist der älteste Theil derselben und entspricht in manchen Fällen der Embryonalschale. Häufig zeigt der Apex in Sculptur und Zeichnung ein viel einfacheres Verhalten als die späteren Schalenabschnitte. Sodann folgen die spiraligen Windungen, die meist eng aneinander liegen und die in ihrer Gesammtheit, die jüngste oder letzte Windung abgerechnet, als Spira bezeichnet werden. Die Linie, welche äusserlich 2 aufeinander folgende Windungen scheidet, heisst Naht oder Suturlinie. Die letzte Windung endet mit der Mündung oder dem Mund der Schale, der begrenzt wird vom Peristom. Die Axe, um welche die Windungen herumziehen, ist gegeben durch die Spindel oder Columella. Stossen die Windungen auf der der Axe zugekehrten Seite nicht ganz an diese, so findet sich an Stelle einer soliden Spindel ein Hohlraum, der Nabel, der von verschiedener Weite sein kann (Fig. 89, 90 und 91).

Es giebt aber auch nicht gewundene, symmetrische Gastropodenschalen, und diese erheischen unsere besondere Aufmerksamkeit. Es sind dies vor allem die napfförmigen oder ziemlich flach-kegelförmigen Schalen der Patelliden und Fissurellen. Da wir 1) die Gastro-

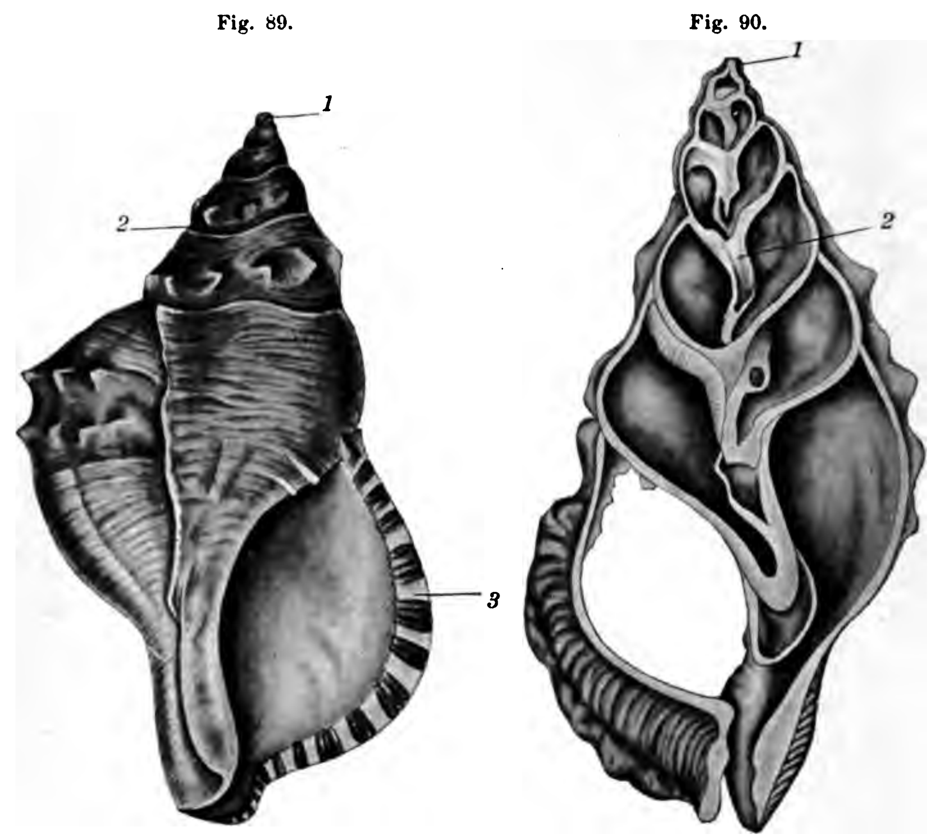



Fig. 89. **Schale von Triton nodiferus**, nach PARKER und HASWELL, Textbook of zoology. *1* Apex, *2* Naht, *3* Peristom.

Fig. 90. **Schale von Triton nodiferus**, nach PARKER und HASWELL, Textbook of zoology. Medianer Längsschnitt, um die Columella zu demonstriren. *1* Apex, *2* Columella.

poden von bilateral-symmetrischen Stammformen mit symmetrischer Schale ableiten müssen, da 2) die Fissurelliden unter allen Gastropoden in ihrer Organisation zweifellos der Stammform am nächsten stehen, und sie 3) in dieser Organisation eine auffallende Symmetrie zur Schau tragen, so läge der Gedanke nahe, ihre symmetrische Schale für eine ursprünglich-symmetrische zu halten. Gewisse Verhältnisse des Nervensystems, besonders die Kreuzung der Pleurovisceralconnective, im Verein mit anderen Umständen, die später eingehend erörtert werden sollen, machen es sicher, dass die napfförmige Fissurellaschale eine secundär-symmetrische ist, das heisst, dass die Fissurella von Formen abstammt, welche eine spiralig gewundene Schale besassen. Das Gleiche gilt für die Patellen. Damit stimmt die wichtige Thatsache




Fig. 91. **Gastropodenschale mit Nabel**, *1*.

überein, dass die junge Schale von Fissurella asymmetrisch und gewunden ist und nur ganz allmählich in die symmetrische Form übergeht (Fig. 92 G, H), dass ferner die scheinbar symmetrische Schale gewisser naher Verwandter von Fissurella und Patella bei genauerem Zusehen etwas asymmetrisch ist, indem besonders die Spitze excentrisch oder etwas schief gerichtet ist und dass schliesslich andere nahe Verwandte von Fissurella, wie Haliotis, Scissurella, Pleurotomaria, spiralig gewundene Schalen besitzen (Fig. 92 A, B, C, D).

Die Fissurelliden, viele Pleurotomariidae und die Haliotidae, also gerade die ursprünglichsten Gastropoden, zeigen eigenthümliche Durchbrechungen der Schale, die vereinzelt auch in anderen Abtheilungen vorkommen und welche unsere Beachtung verdienen. Diese Durchbrechungen liegen über dem für diese Abtheilungen charakteristischen Mantelschlitz, der schon früher besprochen wurde, und sie stellen überall eine Communication zwischen Mantelhöhle und Aussenwelt dar, speciell auch für den Fall, dass die Mündung der Schale, d. h. der Schalenrand der Unterlage dicht aufliegt. Bei Scissurella, Pleurotomaria, Emarginula handelt es sich um einen medianen Einschnitt am vorderen Schalenrand, der dem Defecte, d. h. dem Einschnitt im Mantel entspricht. So verhält sich Fissurella in der Jugend, bei weiterer Entwickelung aber wächst die Schale ganzrandig fort, so dass bei der erwachsenen Fissurella die Oeffnung oben ganz in der Nähe der Spitze der Schale liegt. Unter ihr liegt der oben in der Mantelhöhle befindliche After. Würde der Schaleneinschnitt vom vorderen und hinteren Rande ausgehen und sehr tief sein, so würde eine zweitheilige Schale entstehen, die sich mit der zweiklappigen Schale der Lamellibranchier vergleichen liesse. Es ist in der That wahrscheinlich, dass dem Schaleneinschnitt eine grössere phylogenetische Bedeutung zukommt. Bei Haliotis handelt es sich um eine Reihe solcher die Schale durchbrechender Löcher, indem sich der Vorgang der Bildung des Fissurellaloches beim Wachsthum der Haliotis vielfach wiederholt, wobei

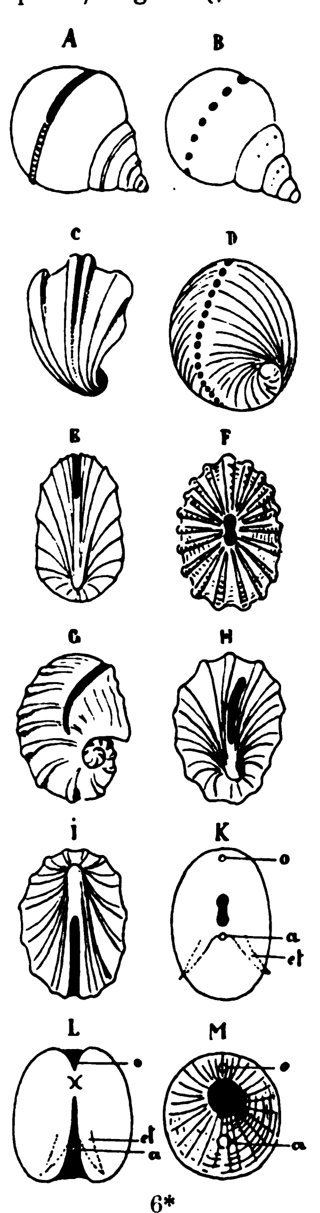



Fig. 92. **Schalen von** *A* **Pleurotomaria,** *B* **Polytremaria,** *C* und *E* **Emarginula,** *D* **Haliotis,** *F* **Fissurella,** *G* und *H* **Entwickelungsstadien der Fissurellaschale,** *I* **Schale der ungedrehten Gastropodenstammform mit marginalem Schalenschlitz,** *K* **idem mit apicalem Schalenloch,** *L* **Muschelschale,** *M* **Dentaliumschale,** vom apicalen Schalenloch aus gesehen. Die Löcher und Schlitze der Schale schwarz gezeichnet. *o* Mund, *a* After, *ct* Ctenidium.

aber die älteren Oeffnungen immer wieder durch Schalensubstanz verschlossen werden, und die jüngeren nur so lange offen bleiben, als sie über der Athemhöhle liegen.

Bei zahlreichen Prosobranchiern (den früheren Siphoniaten) findet sich am Spindelrand der Schale eine Furche, welche eine Rinne des Mantelrandes aufnimmt. Diese Rinne ermöglicht eine Communication der Mantelhöhle mit der Aussenwelt auch dann, wenn die Schale durch den Deckel verschlossen ist. Häufig zieht sich die Rinne in einen kürzeren oder längeren Fortsatz, den Schnabel, aus, welcher einen entsprechenden rinnenförmig ausgehöhlten Fortsatz des Mantels, den Sipho, in sich aufnimmt. Dieser letztere kann dadurch, dass sich die Ränder der Rinne aneinander legen, zu einem Rohre werden.

Wie schon erwähnt, sind die Schalen der meisten Gastropoden rechtsgewunden. Doch giebt es einzelne Familien, Gattungen oder Arten, bei denen die Schale linksgewunden ist. Bei rechtsgewundenen Arten giebt es hier und da linksgewundene Individuen und umgekehrt. Interessant ist, dass gewisse linksgewundene Arten im Weichkörper die Asymmetrie der rechtsgewundenen, andere die entgegengesetzte, der Schale entsprechende, aufweisen. Darüber später, siehe Abschnitt: Asymmetrie der Gastropoden.

In den letzten Jahren angestellte, mehrfach wiederholte, ausgedehnte Zuchtversuche zeigen, dass bei Helix pomatia, bei der linksgewundene Individuen nur als grosse Seltenheit auftreten, aus der Paarung zweier linksgewundener Individuen constant rechtsgewundene (normale) Nachkommen hervorgehen.



Fig. 93. **Beispiel einer alloiostrophen Schale**, nach COOKE, Molluscs. Zwei Ansichten von verschiedenen Seiten zur Demonstration des Unterschiedes in der Windung des Apex und der jüngeren Theile der Schale.

Was das Wachsthum der Schalen anbetrifft, bei welchem u. a. die Fähigkeit der Thiere, früher gebildete Schalensubstanz wieder aufzulösen, von Interesse ist, so muss auf die Handbücher der Conchyliologie verwiesen werden, ebenso für alles, was die specielle Gestalt der Schale, ihre Altersunterschiede, den Deckel etc. anbetrifft. Nur einen speciellen Fall wollen wir noch herausgreifen. Häufig zeigen die ersten Windungen am Apex der Schale wesentliche Unterschiede gegenüber den folgenden jüngeren der Spira, Unterschiede, die sich nicht nur in der Sculptur, sondern auch darin äussern können, dass die jüngeren Windungen einer anderen Kegelspirale angehören als die älteren, oder dass sie überhaupt nicht mehr spiralig gewunden sind. So kann z B. der Apex sehr eng, die übrige Spira sehr weit gewunden erscheinen. Derartige Schalen heissen alloiostrophe (Fig. 93).

Weiterhin kommt es auch vor, dass die Windungsrichtung am Apex gegenüber der späteren eine umgekehrte ist, dass z. B. der Apex links,

die übrige Spira aber rechts gewunden erscheint (z. B. einige Turritelliden und Pyramidelliden unter den Prosobranchiern, Actaeon, Tornatina etc. unter den Opisthobranchiern, Melampus unter den Pulmonaten). Man nennt diese Erscheinung Heterostrophie der Schale. Solche Fälle sind insofern von Interesse, als sie zunächst auf die Vermuthung führen, dass die jüngeren Entwickelungsstadien dieser Formen eine anders gewundene Schale besitzen als die späteren Stadien, eine Vermuthung, die für die weiterhin zu besprechende Frage nach der Ursache der Asymmetrie der Gastropoden von grosser Bedeutung wäre. Nun wurde aber für diese Fälle eine einfache und plausibel erscheinende Erklärung gegeben. Auch bei der heterostrophen Schale ist die Embryonalschale gleichsinnig wie die spätere, im oben angezogenen Beispiel also rechts gewunden.

Bei diesen heterostrophen Formen findet sich gegen die Spitze der Schale zu eine Reihe enger Windungen. Legen sich diese Windungen (*a*, *b*, *c*, *d* in Fig. 94 A) während der Entwickelung sehr rasch an, so werden sie auf die noch wenig verkalkte Embryonalschale in der Richtung des Pfeiles einen gewissen Druck ausüben; so kann es geschehen, dass

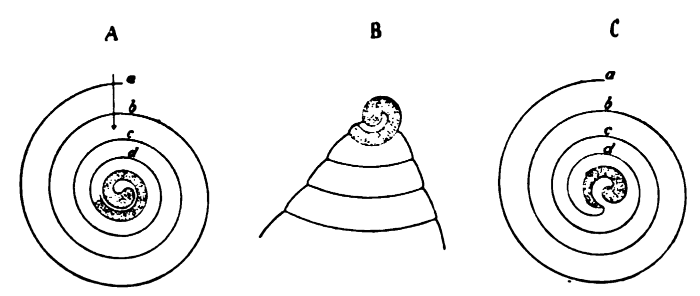



Fig. 94. **Schemata zur Erklärung der Heterostrophie der Gastropodenschale,** nach PLATE, 1895. Erklärung siehe im Text. ***A*** Ansicht von oben, ***B*** von der Seite, ***C*** von oben. Die Embryonalwindungen sind durch die Punktirung hervorgehoben.

die Embryonalwindungen zunächst aufgerichtet werden (Fig. 94 B) und schliesslich auf die andere Seite überkippen (Fig. 94 C). Aus der rechtsgewundenen Embryonalschale ist eine anscheinend linksgewundene geworden. Für die Richtigkeit dieser Erklärung spricht in der That der Umstand, dass bei mehreren der heterostrophen Arten Individuen mit aufgerichteten Embryonalwindungen entsprechend dem Zwischenstadium B gefunden wurden.

Durch neuere Untersuchungen sind, was die Sculptur und Zeichnung der Schalen anbetrifft, bei verschiedenen Gruppen der Prosobranchier interessante Entwickelungsreihen nachgewiesen worden, deren einzelne Etappen in verwandtschaftlich sehr wenig nahe stehenden Abtheilungen überraschende Aehnlichkeit zeigen können. Doch muss für das Nähere auf die Specialarbeiten verwiesen werden (v. LINDEN) und ebenso, was jene Formenketten von wichtigster und weitgehendster Bedeutung anbetrifft, von denen in jüngster Zeit prachtvolle Beispiele bei Landschnecken von Celebes aufgefunden wurden, an denen wir, um mit den Autoren zu reden, „eine Art zur anderen werden, ein Stück Stammesgeschichte vor unseren Augen sich abspielen sehen“ (P. und F. SARASIN).

Fortschreitende Rudimentation der Schalen kommt in jeder der

3 Hauptabtheilungen der Gastropoden vor. Während sie aber unter den Prosobranchiern nur bei den pelagisch lebenden, freischwimmenden Heteropoden und bei Titiscania beobachtet wird, ist sie bei den Pulmonaten schon viel häufiger und gar bei den Opisthobranchiern so verbreitet, dass die meisten Vertreter dieser Abtheilung mit Bezug auf die Schale auf irgend einer Stufe der Rudimentation stehen. Zahlreiche Opisthobranchier haben sogar im erwachsenen Zustande jede Spur einer Schale eingebüsst (Pteropoda gymnosomata, Nudibranchia, die meisten Ascoglossa), aber auch diese besitzen wenigstens in der frühesten Jugend eine gewundene Schale, zu deren Verschluss sogar noch ein, wie bei den Prosobranchiern, vom Fusse gebildeter Deckel dienen kann. Als Beispiel diene Aplysia, bei welcher Form in der Jugend ebenfalls eine wohlentwickelte, spiralig gewundene Schale auftritt, die einen grossen Theil des Eingeweidesackes bedeckt (Fig. 95), während beim erwachsenen Thiere die Schale sehr rudimentär erscheint (Fig. 96).

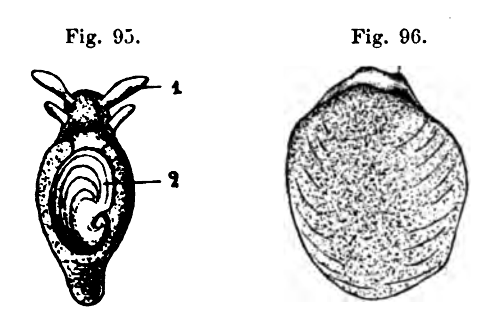



Fig. 95. **Jugendstadium einer Aplysia punctata,** nach MAZZARELLI, 1893. Die Schale ist noch eine vollkommen äussere und im Verhältniss zum Körper des Thieres von ziemlicher Grösse. Sie ist deutlich gewunden. *1* Vorderer Tentakel, *2* Schale.

Fig. 96. **Schale einer erwachsenen Aplysia punctata,** nach MAZZARELLI, 1893. Die Schale ist bis auf eine kleine Partie vom Mantel überwachsen und erscheint rudimentär. Man vergleiche auch Fig. 14.

Die Rudimentation der Schale erfolgt in den verschiedenen Reihen häufig in folgenden Hauptetappen und unter folgenden Begleiterscheinungen:

a) Die wohl entwickelte Schale ist nicht mehr geräumig genug, um den ganzen Körper zu bergen.

b) Die kleiner und dünner werdende Schale wird dorsalwärts von Verbreiterungen des Mantels theilweise oder ganz umwachsen.

c) Bei kleiner (zugleich napf-, schild-, ohrförmig) werdender Schale beginnt der ursprünglich bruchsackartig hervortretende Eingeweidesack zu verstreichen, sich nicht mehr deutlich vom übrigen Körper abzuheben. Die in ihm enthaltenen Eingeweide vertheilen sich gewissermaassen in und auf der Rückenseite des Fusses.

d) Die äussere Asymmetrie des Körpers macht immer mehr einer äusseren Symmetrie Platz, während die innere Asymmetrie nie ganz verschwindet.

e) Die Schale reducirt sich auf eine Ansammlung isolirter Kalkkörner im Integument des verstrichenen Eingeweidesackes.

f) Keine Spur eines besonderen Eingeweidesackes mehr; Kalkkörper im Rückenintegument der langgestreckten Nacktschnecke.

g) Auch keine isolirten Kalkkörperchen mehr im Rückenintegument.

Ueber die Rudimentation der Schale bei Opisthobranchiern und Pulmonaten vergleiche auch den Abschnitt über den Mantel.

Hübsch ist auch die Heteropodenreihe:

Atlanta. Schale zwar sehr dünn und leicht, aber gross und spiralig gewunden (mit Einschnitt an der Mündung), das Thier kann sich vollständig in dieselbe zurückziehen und dieselbe vermittelst eines am deutlich gesonderten Metapodium entwickelten Deckels verschliessen.

Carinaria. Schale dünn, zart, leicht, napfförmig, bedeckt den noch grossen, gestielten Eingeweidesack, ist aber nicht im Stande, den langen und dicken, cylindrischen Körper und den Fuss zu beherbergen. Kein Deckel.

Pterotrachea. Eingeweidesack klein, keine Schale, kein Deckel [1]).

### 3. Lamellibranchia.

Die beiden seitlichen Schalenklappen der Lamellibranchier sind dorsalwärts, am sogenannten Schlossrand, durch das Schlossband (Ligamentum) und durch das Schloss verbunden. Das Schlossband wirkt als Antagonist der Schalenmuskeln, von denen später die Rede sein wird, und die, wenn sie sich contrahiren, die Schale schliessen. Das Schlossband besteht gewöhnlich aus 2 Schichten, einer äusseren, nicht elastischen und einer inneren, elastischen. Nach einer anderen Ansicht ist jedoch auch die äussere Schicht elastisch und wirkt im umgekehrten Sinne wie die innere, nämlich durch Zug; sie contrahirt sich daher beim Oeffnen der Schale, während die innere, druckelastische Schicht beim Oeffnen sich ausdehnt. Die innere Schicht (Resilium) ist kalkhaltig und wird auch als Knorpel bezeichnet, unpassenderweise, da sie histologisch mit Knorpelgewebe nichts zu thun hat. Die äussere Schicht (Ligament s. str.) geht in die Oberhaut (Periostracum) der Schale über. Diese Continuität beider Schalen durch das Schlossband auf der Rückenseite des Körpers lässt auch die Muschelschale streng genommen als aus einem einzigen dorsalen Stück bestehend erscheinen, welches rechts und links ventralwärts zu den Schalenklappen ausgewachsen ist. Dass die Lamellibranchierschale aus einer ursprünglich einheitlichen hervorgegangen ist, dafür liefert die Entwickelungsgeschichte triftige Beweisgründe (siehe unter Abschnitt: Ontogenie).

In einzelnen Fällen, so gerade bei der primitiven Gruppe der Protobranchier, sind am Ligament 3 Schichten zu unterscheiden, die nach ihrer Lagerung als vordere, mittlere und hintere bezeichnet werden, wobei jedoch die vordere Schicht von der mittleren und namentlich die mittlere von der hinteren mehr oder weniger überlagert wird; von diesen entspricht die mittlere Schicht dem sogenannten Knorpel, während die vordere und hintere in das Periostracum der Schale übergehen. Man hat diese Art der Ausbildung des Ligamentes (3 anfangs einfach hinter einander gelegene Schichten) als ursprüngliche betrachtet und davon das gewöhnliche, oben geschilderte Verhalten abgeleitet. (Näheres siehe in der einschlägigen Litteratur: besonders STEMPELL.)

---

1) In jüngster Zeit wurde mehrfach einer eigenthümlichen Erscheinung, die aber noch näherer Erklärung bedarf, Erwähnung gethan. Gewisse Limnäiden (Limnaea peregra) verlassen anscheinend freiwillig ihre Schale und kriechen schalenlos eine Zeit lang umher, gehen dann allerdings zu Grunde. Das Gleiche wird von Helix pisana und Helix lactea berichtet (Journal of Conchology, Oct. 1898, April und July 1899, oder Feuille des jeunes naturalistes, No. 345 und 347, 1899).

Das Ligament ist entweder ein *äusseres*, wenn es dorsalwärts zwischen Vorsprüngen des Schlossrandes der Muschel frei zu Tage tritt, oder ein *inneres*, wenn es sich zwischen den aneinander liegenden Schlossrändern selbst ausspannt, die dann jederseits eben zur Aufnahme des Schlossbandes grubenförmig vertieft sind. Diese Vertiefungen kann man dadurch leicht von den Vertiefungen des Schlosses unterscheiden, dass sie rechts und links an gegenüberliegenden Stellen am Schlossrand vorkommen, während den Gruben, Löchern, Furchen des *Schlosses* selbst, die sich an dem einen Schlossrand finden, Zähne, Leisten etc. am gegenüberliegenden Schlossrand entsprechen.

Befindet sich der elastische Knorpel in der Ruhelage, wie dies bei der todten Muschel oder bei erschlafften Schalenschliessmuskeln des lebenden Thieres der Fall ist, so klafft die Muschel an ihrem ventralen freien Rande. Contrahiren sich die Schalenschliesser, so wird — wie es scheint in allen Fällen — der Knorpel comprimirt, während stets beim Erschlaffen der Schalenschliesser die Schale durch Druckelasticität des Bandknorpels wieder geöffnet wird, wobei also, nach einer Ansicht wenigstens, auch die Zugelasticität der äusseren Schicht mitwirkt (Fig. 97).

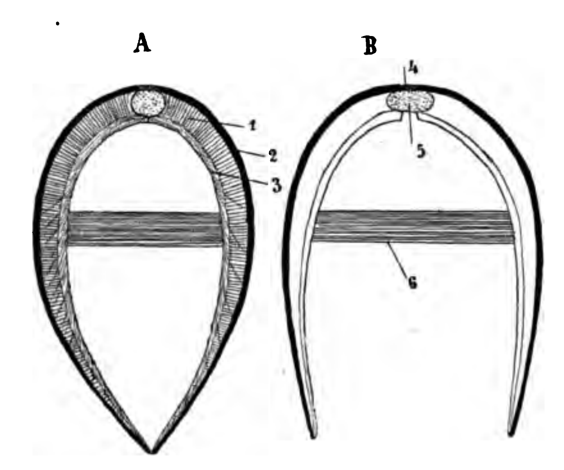



Fig. 97. **Schemata zur Demonstration des Oeffnungs- und Schliessungsmechanismus der Muschelschale.** *1, 2, 3* Die 3 Schichten der Schale. *1* Prismenschicht, *2* Cuticula oder Periostracum, *3* Perlmutterschicht. *A* Schale geschlossen durch Contraction des Schliessmuskels *6*, wobei der elastische innere Theil des Schlossbandes (*5*) comprimirt wird. *B* Schale bei Erschlaffen des Schliessmuskels durch Druckelasticität des inneren Theiles des Schlossbandes geöffnet. *4* Nicht-elastischer äusserer Theil des Schlossbandes, welcher sich in das Periostracum fortsetzt.

Die Beschaffenheit von Band und Schloss liefert systematisch wichtige Charaktere.

Was das Ligament anbetrifft, sei hier noch erwähnt, dass man es als *amphidet* bezeichnet, wenn es zwischen oder unter den Wirbeln der Schale liegt und mehr oder weniger symmetrisch vorn und hinten von den Schlosszähnen, wo solche vorhanden sind, umgeben wird, als *opisthodet* dagegen, wenn es sich hinter den Wirbeln und hinter den Hauptzähnen des Schlosses findet. Unter den *Wirbeln* (*Umbones*) versteht man den ältesten Theil der zweiklappigen Schale, die Spitze jeder Schalenklappe. Diese Wirbel ragen meist mehr oder weniger stark über den Schlossrand vor und können nach verschiedenen Richtungen gekrümmt sein.

Beim Schloss hat man hauptsächlich nach dem Vorkommen, der Form und der Anordnung der vorspringenden Zähne verschiedene Typen unterschieden. Wir müssen es uns aber versagen, auf den genetischen Zusammenhang und die genauere gegenseitige Abgrenzung dieser ver-

schiedenen Modificationen einzutreten, obschon in dieser Hinsicht gerade in letzter Zeit eingehende Studien gemacht worden sind (insbesondere von BERNARD). Wir verweisen mit Bezug auf dieses Kapitel, wie überhaupt für die besondere Gestalt der Schale auf die hinten citirte Litteratur. An der Stelle heben wir nur als besonders wichtige Schlosstypen hervor, einmal das zahnlose Schloss, das sich innerhalb der verschiedensten Gruppen, namentlich aber auch bei vielen sehr alten, fossilen Formen findet, dann das taxodonte Schloss (z. B. bei Nuculiden, Arcaceen), bei dem eine grössere Anzahl mehr oder weniger gleich geformter Zähne neben einander stehen, ferner das heterodonte Schloss mit einer beschränkten Anzahl von Zähnen, von denen die mittleren, unter den Wirbeln befindlichen als Cardinalzähne von den davor und dahinter stehenden, den Lateralzähnen, unterschieden werden (grosse Mehrzahl der Lamellibranchier). Vergl. Fig. 98 und 99.

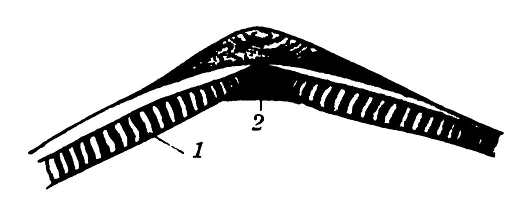



Fig. 98. **Taxodontes Schloss.** *1* Schlosszahn, *2* Ligament (hier inneres).

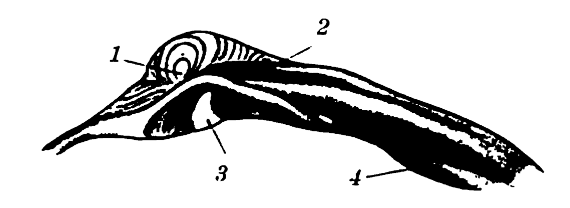



Fig. 99. **Heterodontes Schloss.** *1* Wirbel, *2* Ligament, *3* Cardinalzahn, *4* Lateralzahn.

Die Schale der Lamellibranchier ist ursprünglich symmetrisch, d. h. beide Schalenklappen sind einander — abgesehen von der fast immer asymmetrischen Beschaffenheit des Schlossrandes — spiegelbildlich gleich. Dieser Zustand erhält sich bei den meisten Lamellibranchiaten. Die beiden Schalenklappen können aber ungleich, d. h. die Schale (und mit ihr der Weichkörper, doch dieser letztere in viel geringerem Maasse und in nebensächlichen Dingen) kann asymmetrisch werden. Diese Asymmetrie ist wohl — soweit sich dies zur Zeit beurtheilen lässt — ursprünglich bedingt durch festsitzende Lebensweise.

Bei der Auster ist die linke Schalenklappe mit der Unterlage fest verkittet. Diese Klappe ist dicker und gewölbter, bauchiger, sie dient gewissermaassen als Becken zur Aufnahme des Weichkörpers, während die rechte Schalenklappe nur mehr als Deckel functionirt und dünner, abgeplattet erscheint. Die linke Schalenklappe wird hier zur unteren, die rechte zur oberen. Dass diese Bezeichnungen oben und unten morphologisch ebensowenig Gültigkeit haben, wie etwa bei den Pleuronecten unter den Fischen, braucht wohl nicht noch besonders hervorgehoben zu werden. Bald ist die linke, bald die rechte Schalenklappe die festsitzende, und dies oft innerhalb einer und derselben Gattung (Chama) oder sogar Art (Aetheria). Festsitzende, ungleichklappige Muscheln sind z. B. ausser den schon genannten: Spondylus, Gryphaea p. p., Exogyra p. p. und ganz besonders auch die fossilen Hippuriten (Rudisten), bei denen die rechte Schalenklappe die Gestalt eines hohen, mit der Spitze aufgewachsenen Kegels annimmt, während die linke Klappe wie ein Deckel

aussieht. Aber die kegelförmige, rechte Klappe ist innen nicht entsprechend ausgehöhlt, sondern fast ganz mit Schalensubstanz ausgefüllt, so dass der vom Thiere bewohnte Raum zwischen unterer und oberer Klappe trotz der Gestalt der Schale ein sehr niedriger ist.

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei gewissen fossilen Chamaceen. Bei Requienia ist die linke Schale spiralig ausgewachsen und mit der Spitze festgewachsen, während ihr die spiralig gewundene, flache, rechte Schale deckelartig aufliegt und so die ganze Schale einem durch einen Deckel verschlossenen Gastropodengehäuse ausserordentlich ähnlich wird.

Es giebt aber auch freie, nicht festsitzende Muscheln, die ungleichklappig sind, z. B. manche Pectiniden. Zahlreiche Eigenthümlichkeiten der Organisation (rudimentärer Fuss, Beschaffenheit des Mantelrandes, Fehlen der Siphonen) weisen aber darauf hin, dass diese Formen von sedentären abstammen. Für andere inäquivalve Formen lässt sich freilich keine Beziehung zu einer früheren sedentären Lebensweise darthun.

Als Beispiel einer inäquivalven Muschel, bei der die der Unterlage aufliegende Schalenklappe flach, die obere aber etwas gewölbt ist, citire ich die interessante Form Anomia. Die untere Schalenklappe ist hier die rechte; sie schmiegt sich in ihrer Gestalt ganz genau der Gestalt der Unterlage an, so dass sie z. B. die Sculptur der Pecten- und Austerschalen, auf denen Anomia häufig festsitzt, genau wiederholt. In der rechten, aufliegenden Schalenklappe findet sich ein Loch, in welches das sogenannte Schliessknöchelchen (verkalkter Byssus) hineinpasst, vermittelst dessen die Muschel mit der Unterlage verkittet ist. Die Entwickelungsgeschichte klärt die Bedeutung dieses Loches auf, welches anfänglich ein einfacher Ausschnitt am Schalenrande ist, wie er auch bei anderen Muscheln vorkommt und zum Durchtritt des Byssus dient. Bei weiterem Wachsthum der Schale wird dieser Ausschnitt von der Schale gewissermaassen umwachsen und entfernt sich so scheinbar vom Rande, mit dem er aber in Wirklichkeit immer noch zusammenhängt (Fig. 100). Bei verwandten Formen (Carolia) wird schliesslich dieses Loch ganz durch homogene Kalkmasse verschlossen.

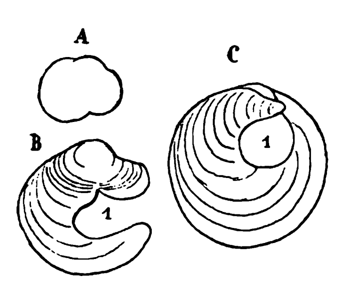



Fig. 100. **3 Entwickelungsstadien der rechten Schalenklappe von Anomia,** nach Morse, 1871. *A* Sehr junge Schale. *B* Aeltere Schale mit Byssusausschnitt. *C* Noch ältere Schale, Byssusausschnitt von der Schale umwachsen und zu einem Loch in der rechten Schalenklappe geworden.

Schaleneindrücke. Verschiedene Organe der Muscheln, welche sich an die innere Oberfläche der Schale anheften oder ihr dicht anliegen, rufen auf derselben mehr oder weniger deutliche Eindrücke hervor, welche man an den leeren Muschelschalen erkennen kann. Die Kenntniss dieser Eindrücke ist aus naheliegenden Gründen besonders für den Paläontologen von grosser Bedeutung. Sie erlauben einen sicheren Rückschluss auf gewisse Organisationsverhältnisse des Weichkörpers, der sich nicht erhalten konnte.

1) Die deutlichsten Eindrücke sind die, welche die Schalenschliessmuskeln hervorbringen. Wo zwei kräftige Schalenschliesser vorhanden sind, ein vorderer und ein hinterer (bei den sogenannten Dimyariern),

finden sich auf der Innenseite einer jeden Schalenklappe in entsprechender Lage auch zwei Schaleneindrücke (Fig. 101). Wo der vordere Schalenschliessmuskel rudimentär, dafür aber der hintere ausserordentlich kräftig wird und nach vorn gegen die Mitte der Schale hinrückt (Monomyarier), findet sich nur e i n grosser Muskeleindruck (Fig. 102). Immer liegt der After in unmittelbarer Nähe des (bei den Monomyariern einzig vorhandenen) hinteren Schalenschliessers.

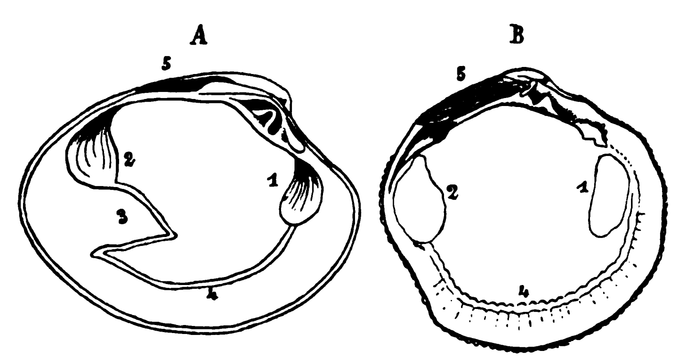



Fig. 101. **Dimyarier**, Innenseite der linken Schalenklappe, *A* von **Cytherea chione** (Sinupalliata), *B* von **Lucina pennsylvanica** (Integripalliata). *1* Eindruck des vorderen, *2* des hinteren Schliessmuskels, *3* Sinus der Mantellinie *4*, *5* Schlossband.

2) Dem Schalenrand parallel, in geringerer oder grösserer Entfernung von demselben, sieht man an der Innenseite der Schalenklappen die sogenannte M a n t e l l i n i e hinziehen, welche durch die den Mantelrand an den Schalenklappen befestigenden Muskelfasern hervorgerufen wird.

Der Verlauf dieser Mantellinie erfährt bei den mit Siphonen ausgestatteten Muscheln eine charakteristische Modification, indem die Linie im hinteren Theile der Muschel plötzlich nach vorn und oben umbiegt, um dann wieder nach hinten und oben zum unteren Rande des hinteren Schalenmuskels hinzuziehen. Es bildet also die Mantellinie hier eine nach hinten offene Bucht, den M a n t e l s i n u s, die man systematisch verwerthet hat (Sinupalliata, Integripalliata) (Fig. 101). Diese Bucht kommt in folgender Weise zu Stande. Die Siphonen können durch besondere Muskeln verkürzt und zurückgezogen werden, welche sich jederseits mit einer der Gestalt des Mantelsinus entsprechenden Basis an die Innenfläche der Schalenklappen ansetzen. Der Mantelsinus entspricht eben dem Eindrucke dieser Siphoretractoren und ist um so grösser und deutlicher, je kräftiger diese Retractoren und je besser ausgebildet die Siphonen selbst sind.

Fig. 102. **Monomyarier**, Innenseite einer Schalenklappe von **Perna Ephippium.** *1* Schlossrand, *2* Schliessmuskeleindruck.

3) Zu den sub 1 und 2 erwähnten Schaleneindrücken, welche die deutlichsten und constantesten sind, können noch andere hinzukommen,

welche von den Retractoren und Protractoren des Fusses, von den Muskeln oder Bändern, die den Eingeweidesack an die Schale befestigen u. s. w., herrühren, auf deren Beschreibung wir aber verzichten müssen.

Bei den meisten Lamellibranchiern passen die Ränder der beiden Schalenklappen bei geschlossener Schale genau aufeinander, so dass der Weichkörper des Thieres dann vollständig von der Aussenwelt abgeschlossen ist (geschlossene Schalen). Es giebt aber auch Schalen, die im geschlossenen Zustande hinten oder, was der häufigere Fall ist, hinten und vorn mehr oder weniger weit klaffen (z. B. Myidae, Glycymeridae, Solenidae). Der Grund dieser Erscheinung liegt in vielen Fällen in der starken Entwickelung der Siphonen (und des Fusses), die nur mit Mühe oder zum Theil (Myidae, Solenocurtus) in die Schale zurückgezogen werden können. Solche offene Schalen besitzen auch die meisten Bohrmuscheln, deren Schalenverhältnisse, zumal bei Ausbildung accessorischer Schalenstücke oder von Kalkröhren, sehr interessant sind. Unsere besondere Aufmerksamkeit verdient die Reihe Pholas — Jouannetia. Die wichtigsten Etappen in der Reihe sind Pholas, Pholadidea und Jouannetia.

Die Schale von Pholas ist in der Längsrichtung gestreckt, sie klafft vorn und unten zum Durchtritt des kurzen, stempelförmigen Fusses und hinten zum Durchtritt der stark entwickelten Siphonen. Auf der Rückenseite der Schale entwickeln sich bis drei accessorische Schalenstücke (Prosoplax, Mesoplax, Metaplax).

Die Schale von Pholadidea sieht der von Pholas ziemlich ähnlich. Sie klafft beim jungen Thier vorn zum Austritt des Fusses ganz wie bei Pholas. Hinten setzt sich jede Schalenklappe in einen hornigen Fortsatz fort, auf den ein accessorisches, trogförmig ausgehöhltes Schalenstück (Siphonoplax) folgt. Das Siphonoplax der einen Schalenklappe bildet mit dem der anderen Klappe eine häufig durch Verschmelzung ganz einheitlich werdende Röhre zur Aufnahme der Siphonen. 2 Prosoplaxstücke sind vorhanden; Meso- und Metaplax rudimentär. Im erwachsenen Zustand sistirt die Bohrthätigkeit, und die vordere klaffende Oeffnung wird durch Ausscheidung eines accessorischen Stückes, des sogenannten Callum, vollständig geschlossen. Der ausser Function gesetzte Fuss atrophirt. Die Muschel kann sich in dem Material, in das sie sich gebohrt hat, nicht mehr bewegen.

Die Schale der erwachsenen Jouannetia ist in der Längsrichtung stark verkürzt, kugelig, das Thier kann sich in dem kugelrunden Loch, das es sich in einem Korallenblock ausgehöhlt hat, nicht bewegen. Eine für das Thier fatale Lageveränderung im Loche würde auch verhindert durch den hinteren Zungenfortsatz der Schale, der aber nur der rechten Schalenklappe zukommt. Die Schale ist vorne vollständig geschlossen; der Fuss fehlt (vergl. auch die Fig. 37, 38 und 104).

Zum Verständniss dieser Verhältnisse bei Jouannetia verhilft uns die Entwickelungsgeschichte. Die Schale des jungen Thieres stellt eine Kugelcalotte dar, deren Höhe kaum die Hälfte des Radius der ganzen Kugel beträgt. Sie bedeckt den hinteren und oberen Theil des Weichkörpers, ihre freien Ränder umgrenzen somit eine ausserordentlich grosse Oeffnung, welche der vorderen, zum Durchtritt des Fusses dienenden klaffenden Oeffnung von Pholas entspricht. In der That besitzt Jouannetia auf diesem „Pholasstadium“ einen Fuss. Mit Hülfe des vorderen Schalenrandes das Gestein unter Drehungen des Körpers „raspelnd“, höhlt sie sich ein Loch, das vermöge der Kugelcalottengestalt der Schale kugelig

wird. Ist dieses fertig, so scheidet das Thier am freien Rande der Schale neue accessorische Schalensubstanz, das „Callum“, ab, und „indem der Mantelrand den Wandungen des Wohnloches folgt, wird auch hier (wie bei Teredo) die Form der accessorischen Schale durch die des Loches bedingt, sie ergänzt deshalb nothwendiger Weise die ursprüngliche Calotte zur Kugelform“.

Ich gehe nun unter Vernachlässigung einiger verwandter Formen (Martesia, Teredina, Xylophaga, Gastrochaena, Fistulana), die ähnliche Verhältnisse darbieten, zum Schiffsbohrwurm Teredo (Fig. 39) über. Das Thier besitzt einen langgestreckt röhrenförmigen Mantel, der sich nach hinten in 2 lange Siphonen verlängert. Der Rumpf liegt im Vorderende des Mantels. (Auf die eigenthümlichen Verlagerungen, welche die inneren Organe erlitten haben, soll an anderer Stelle [Circulationssystem] eingetreten werden.) Teredo bohrt cylindrische Gänge im Holz. Die beiden Schalenklappen sind im Verhältniss zum Körper sehr klein und umfassen als dreilappige Stücke reifenförmig das Vorderende des Mantels. Die so gestaltete rudimentäre Schale klafft vorn (zum Durchtritt des stempelförmigen Fusses) und hinten sehr stark. Der Mantel sondert ausserdem an seiner ganzen Oberfläche eine das Bohrloch von innen austapezirende, kalkige Röhre aus, welche mit den Schalenklappen nicht verschmilzt. Zwei kleine accessorische Schalenstücke, die sogenannten Paletten, liegen an der Stelle, wo sich die Siphonen trennen. Wenn das Thier mit seinem Vorderende in das umgebende Wasser vorragt, so schliesst sich die Kalkröhre vorn calottenförmig.

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei Aspergillum (Brechites, Fig. 40 und 103) und Clavagella. Wir können hier an der keulenförmigen Schale, welche mit dem vorderen, dickeren Ende in Felsen, Muschelschalen, Korallen oder im Sande steckt, die ächte und die falsche unterscheiden. Die falsche bildet weitaus den grössten Theil der Schalenröhre, sie entspricht der von Teredo abgesonderten Kalkröhre und ist auch zu vergleichen dem Callum der Pholaden. Die ächte aber ist sehr klein und zeigt sich ganz vorn an der Schale. Die beiden Schalenklappen dieser ächten, aber rudimentären Schale sitzen bei Aspergillum fast sattelförmig über dem vorderen Ende der Röhre (Fig. 40), in deren Substanz sie fest eingeschmolzen sind. Isolirt würden sie nicht nur vorn und hinten, sondern auch unten ausserordentlich weit klaffen. Die Schalenröhre ist am hinteren Ende offen, entsprechend den Oeffnungen der Siphonen, am vorderen aber durch eine der Lage nach dem Callum der Pholadiden entsprechende, runde Scheibe verschlossen, welche ähnlich wie der Schwamm einer Giesskanne von Löchern durchbohrt ist. Diese Löcher können sich am Rande oder auch auf der ganzen Fläche der Scheibe zu sich bisweilen dichotomisch theilenden Kalkröhrchen ausziehen. In der Mitte der Scheibe erhält sich bisweilen eine enge, spaltförmige Oeffnung, welche der darunter liegenden Fussöffnung des Mantels entspricht, häufig aber vollständig verschlossen ist. Seltener erhält sich vorn in der ventralen Mittellinie noch eine Oeffnung, welche der früher besprochenen 4. Mantelöffnung entspricht.

Aspergillum steckt mit dem vorderen Ende im Schlamm oder Sand, aber die ganze Organisation des Thieres und besonders die Beschaffenheit des Gehäuses deuten auf eine frühere bohrende Lebensweise hin.

Clavagella, eine nahe Verwandte, bohrt in Gestein und Kalkschalen verschiedener Thiere. Das Gehäuse unterscheidet sich von dem des

Aspergillum wesentlich dadurch, dass die Klappen der ächten Schale etwas grösser sind und dass nur die linke Klappe mit der Kalkröhre (falsche Schale) verschmolzen ist, während die rechte frei im Inneren der Röhre liegt.

Bei den Pholadiden spielt das zwar noch vorhandene Schlossband nicht mehr die Rolle eines Schalenöffners. In Folge einer eigenthümlichen Anordnung des vorderen Schalenschliessers wird hier das Oeffnen der Schale, soweit es möglich ist, durch Muskelthätigkeit ausgeübt. Der vordere und obere Rand der Schalenklappen ist nämlich nach aussen umgeschlagen, und der vordere Schalenmuskel setzt sich an diese äusseren Umschlagsränder an. Die Ansatzstellen sind also jetzt äussere, nicht innere, und die gesammte Schale ist einem zweiarmigen, die Längsrichtung des Körpers einnehmenden Hebel zu vergleichen, dessen Angelpunkt an der Stelle des Schlosses der übrigen Muscheln liegt. Contrahirt sich der vordere Schalenmuskel, so werden die beiden kürzeren, den vor dem Schloss liegenden Schalenpartien entsprechen-

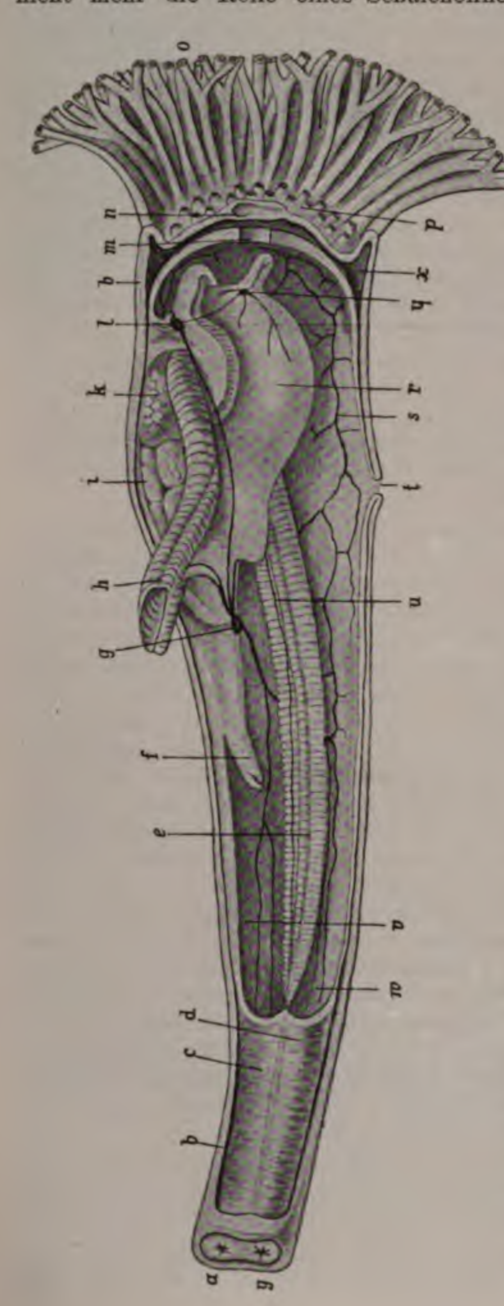



Fig. 103. **Anatomie von Aspergillum dichotomum,** Schale und Mantel der rechten Seite entfernt, nach LACAZE-DUTHIERS, 1883. *a* Mündung des Analsipho, *b* die Siphonen umschliessende Kalkröhre, *c* Analsipho, *d* Branchialsipho, *e* linkes Ctenidium, *f* Enddarm mit After, *g* Visceralganglion, *h* rechtes Ctenidium, *i* Herz, *k* ♀ Gonade, *l* Cerebralganglion, *m* vordere Mantel- und *n* vordere Schalenöffnung (der Fussöffnung des Mantels anderer Muscheln homolog), *o*, *p* zu Röhren verlängerte Löcher im vorderen Verschlussstück der Schale, *x* Hohlraum zwischen Mantel und Schale, *y* Pedalganglion an der Basis des rudimentären Fusses, *r* Rumpf (enthaltend die Eingeweidemasse), *s* Mantelnerv, *t* 4. Mantelöffnung, *u* Kiemennerv, *v* Analkammer, *w* Branchialkammer der Mantelhöhle, *y* äussere Oeffnung des Athemsipho.

den Hebelarme einander genähert, die längeren, hinteren und unteren Schalenpartien, als die längeren Hebelarme, von einander entfernt, d. h. die Schale klafft dann hinten und unten. Contrahirt sich der hintere Schalenschliesser, so werden die langen Hebelarme einander genähert, die Schale wird geschlossen.

Fälle, in denen bei Muscheln die Schalenklappen vom Mantel umwachsen werden, sind schon oben p. 68, im Abschnitt: Haut, Mantel, Eingeweidesack besprochen worden.

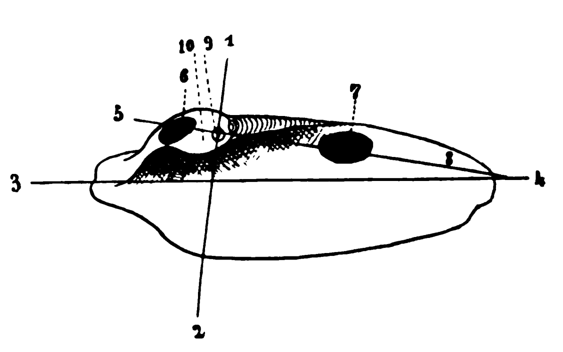



Fig. 104. **Pholas dactylus**, rechte Schale von innen, nach EGGER, 1887. *1—2* Drehaxe der Schalenbewegung, *3—4* Längsaxe der Schale, *5—8* Verbindungslinie der Schalenmuskeln, *6* vorderer Schalenmuskel, *7* hinterer Schalenmuskel, *9* Drehpunkt der Schalen, *10* nach aussen umgeschlagener, vorderer und oberer Schalenrand, an den sich der Schalenmuskel *6* anheftet, *6—9* kürzerer vorderer, *9—7* längerer hinterer Hebelarm.

An dieser Stelle wollen wir noch auf die eigenthümlichen Lagebeziehungen zwischen Weichkörper und Schale bei den Tridacniden hinweisen. Das Merkwürdige dieser Lagerungsverhältnisse besteht, um

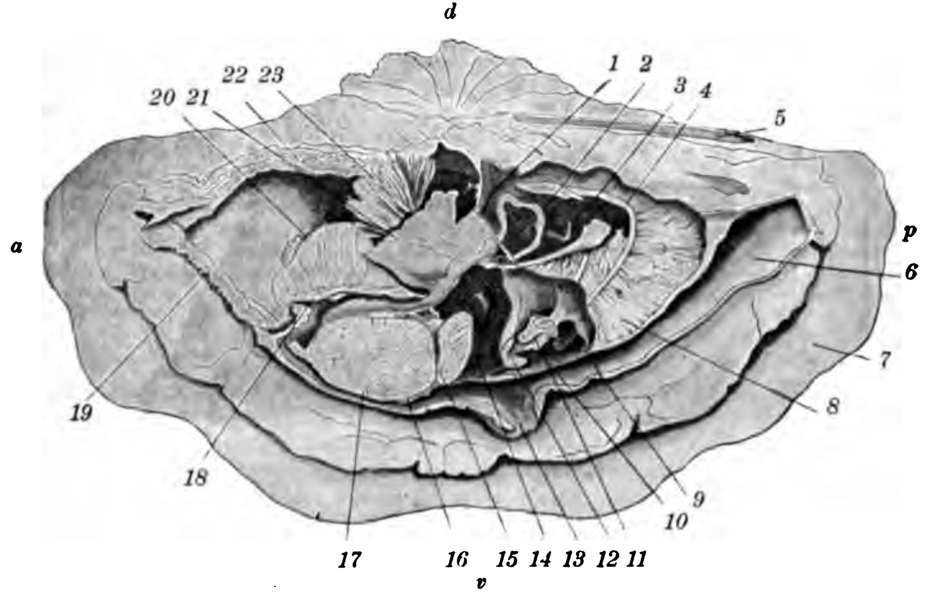



Fig. 105. **Tridacna rudis**, von der linken Seite, nach GROBBEN, 1898. Linke Schale und linker Mantellappen abgehoben, Eingeweidesack theilweise aufpräparirt. Weitere Erklärung siehe im Text. *a* Vorn, *p* hinten, *d* oben, *v* unten. *1* Vorderer Retractor des Fusses, *2* Darm, *3* Leber, *4* vordere Aorta, *5* Ligament der Schale, *6* hintere Ausbuchtung des Ausströmungsabschnittes der Mantelhöhle, *7* Schale, *8* Genitaldrüse, *9* Vorhof des Herzens, *10* Pericard, *11* Herzkammer, *12* Bulbus arteriosus, *13* Ausströmungsöffnung, *14* Niere, *15* hinterer Retractor des Fusses, *16* Afteröffnung, *17* hinterer Schliessmuskel der Schale, *18* Verwachsungsmembran zwischen den Kiemen, *19* Einströmungsöffnung, *20* Kiemen, *21* Fuss, *22* Fussschlitz des Mantels, *23* Byssus.

es kurz zu sagen, darin, dass hier das Thier im Vergleiche mit anderen Muscheln verkehrt zwischen den Schalenklappen liegt, in dem Sinne verkehrt, dass der Fuss nach oben, die Einströmungsöffnung nach vorn, die Ausströmungsöffnung nach unten gerichtet und der Mund hinter den Schalenwirbeln gelegen ist (Fig. 105). Man hat sich eine derartige eigenthümliche Lagerung so entstanden zu denken, dass zunächst eine Verkürzung des Vorderkörpers stattfand, und dieser selbst bis hinter den Umbo der Schale zu liegen kam, zugleich drehte sich dann der hintere Körperabschnitt nach unten und vorn um volle 180°. Bei dieser Gelegenheit hat sich der vordere Adductor vollständig rückgebildet; es übernimmt übrigens der unter dem übrig bleibenden hinteren Adductor der Schale gelegene Retractor pedis posterior die Functionen eines zweiten Adductors. Die nächsten Verwandten der Tridacniden sind die Cardiiden, bei denen das Thier normal in der Schale gelagert ist. Als Uebergangsform wird die fossile Gattung Byssocardium betrachtet; in der That sind nun gewisse Byssocardium-ähnliche Tridacnaformen gefunden worden, bei denen die oben erwähnte Verlagerung des Weichkörpers innerhalb der Schale noch nicht so weit gegangen ist (Fig. 106).

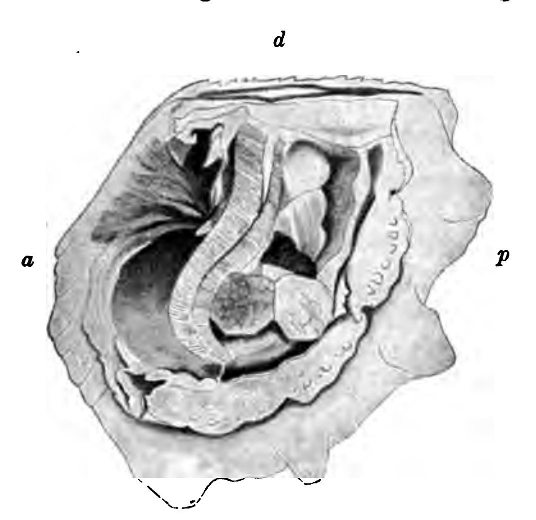



Fig. 106. **Byssocardiumähnliche Tridacnide** (wahrscheinlich eine eigenthümlich ausgebildete **Tridacna rudis**), von der linken Seite, nach GROBBEN, 1898. Darstellung entsprechend derjenigen in Fig. 105. Man sieht vor allem, dass hier die merkwürdige Umlagerung des Weichkörpers in der Schale nicht so weit gegangen ist wie bei einer normalen Tridacna rudis. Man beachte besonders die Stellung der Kiemen. Vergleiche auch Text. *a* Vorn, *p* hinten, *d* dorsal, *v* ventral.

## 4. Cephalopoda.

Die Cephalopoden sind wohl alle von uralten Formen abzuleiten, welche eine gekammerte Schale besassen, in deren letzter, grösster Kammer das Thier sass, während die übrigen Kammern leer, d. h. mit Gas erfüllt und nur von einem Fortsatz des Thieres, dem sogenannten Sipho, durchzogen waren. Unter allen heute noch lebenden Cephalopoden besitzt einzig und allein noch der lebende Vertreter der Tetrabranchiaten, der vergleichend-anatomisch höchst wichtige Nautilus, eine solche Schale. Zahlreiche fossile Verwandten des Nautilus, die man zu der Ordnung der Nautiloidea vereinigt hat, besassen eine ähnliche Schale, und das Gleiche gilt für die ungeheuer formenreiche Ordnung der Ammonoidea, die man, mit Recht oder Unrecht, als nahe Verwandte der Nautiloidea, d. h. als Tetrabranchiaten betrachtet. Bei fast allen diesen Thieren ist die Schale — im Gegensatz zu der Gastropodenschale — wenn sie überhaupt gewunden ist, nach vorn (exogastrisch) eingerollt.

Eine Gruppe von Nautiloiden, zu der nur sehr alte Formen gehören (Cambrium—Untersilur), die Endoceratidae, zeichnete sich dadurch aus, dass bei gerader (d. h. nicht eingerollter) Schale die Luftkammern nicht hinter der Wohnkammer, sondern neben ihr lagen. Ein eigentlicher Sipho war nicht vorhanden, sondern es erstreckte sich das obere Ende des Eingeweidesackes, durch die Gaskammern eingeengt, bis hinauf in die Spitze der Schale.

Bei den Nautiloiden liegen, wie bei Nautilus, die Luftkammern immer über der Wohnkammer und werden von einem häutigen, dünnen Sipho durchsetzt, der nur bei älteren Formen noch dick war und den oberen eingeengten und verlängerten Theil des Eingeweidesackes darstellte (Fig. 42). Siehe auch Weiteres auf p. 71 und 72.

Es giebt unter den Nautiloiden Formen mit endogastrischer Einrollung der Schale. Diese Einrollungsrichtung kommt aber nie bei Formen mit vollständiger Spiraleinrollung vor.

Die Sutur- oder Lobenlinie, welche der Insertionsstelle der Scheidewände an der Innenwand der Schale entspricht, ist bei den Nautiloiden im Vergleich zu den Ammonoidea einfach.

Folgende Tabelle giebt einen Ueberblick über die Hauptformen der Schalen der Nautiloidea[1]:

„a) Orthoceras-Gruppe. Schale gerade oder unbedeutend gekrümmt. Silur — Trias.

b) Cyrtoceras-Gruppe. Schale hornartig gekrümmt, aber nicht regelmässig spiral eingerollt. Cambrium — Perm.

c) Gyroceras-Gruppe. Schale regelmässig spiral eingerollt; Windungen sich nicht berührend. Silur — Perm.

d) Nautilus-Gruppe. Schale regelmässig spiral eingerollt; Windungen sich berührend oder umfassend. Silur — Gegenwart.

e) Lituites-Gruppe. Schale anfangs regelmässig spiral eingerollt, später sich gerade streckend. Silur."

Der Sipho verläuft bald durch die Mitte, bald durch die Vorder-, bald durch die Hinterseite der Scheidewände.

Die Schalen der fossilen Ammonoidea zeichnen sich durch die hohe Complication der Lobenlinie aus, die zickzackförmig gewunden verläuft. Diese Windungen können so complicirt werden, dass sie die Umrisse stark dendritisch verzweigter Blätter oder von Moosen etc. nachahmen. Dieses Verhalten wird hervorgerufen durch den entsprechend wellenförmigen Verlauf und die Fältelung des peripheren Theiles der Scheidewände, der sich an die Innenseite der Schale anheftet. Der Sipho ist bei den Ammonoidea immer sehr dünn und durchbohrt die Scheidewände fast immer an ihrer Hinterseite.

Ueber die Form der Ammonoidenschale sei folgende übersichtliche Zusammenfassung citirt[1]:

„Die Schale bildet in der Regel eine geschlossene, symmetrische Spirale mit sich berührenden oder umfassenden Windungen. Die ältesten Formen sind zum Theil gerade, oder in der Jugend noch nicht vollständig eingerollt. In verschiedenen Zweigen des Ammonoidea-Stammes macht sich zu verschiedenen Zeiten (Trias, Jura, Kreide) die Tendenz zum Aufgeben der geschlossen symmetrischen Spirale und zur Bildung sogenannter Nebenformen geltend. Dieser Process geht in der Mehr-

1) STEINMANN-DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie, 1890.

zahl der Fälle auf die Weise vor sich, dass zuerst die Wohnkammer sich vom vorhergehenden Umgange abhebt und nach und nach auch die inneren Windungen sich von einander lösen, wobei die Umgänge aber in einer Ebene bleiben — Crioceras-Stadium. Häufig wächst die Schale eine Strecke weit in gerader Richtung, biegt dann aber hackenförmig um — Ancyloceras-, Hamites-, Scaphites-Stadium, wenn sich die Ablösung auf die Wohnkammern beschränkt. Schliesslich entstehen ganz getreckte Gehäuse — Baculites-Stadium. Weit seltener ist der Fall, in welchem die Windungen aus der Symmetrieebene heraustreten und sich nach Art einer Schneckenschale aufrollen, wobei die Windungen entweder mit einander in Berührung bleiben oder sich von einander ablösen — Turrilites-Stadium."

Für die Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Nautiliden und Ammonitiden ist von Wichtigkeit, dass gezeigt werden konnte, dass das Ammonitenthier gleich wie der recente Nautilus durch ein Paar Schalenmuskeln und durch ein Verwachsungsband (Annulus) in der Schale befestigt war.

Die Schale aller bekannten Dibranchiaten, sowohl der ausgestorbenen wie der lebenden, befindet sich in einem mehr oder weniger rudimentären Zustande, insofern sie nirgends mehr das Thier auch nur in geringem Maasse beherbergen kann. Es handelt sich ausserdem immer um eine innere Schale, welche, auf der Vorderseite des Eingeweidesackes gelegen, von einer Falte des Integumentes überwachsen und bedeckt wird. Nur bei Spirula (Fig. 44, 83 und 84) ist diese Umwachsung keine vollständige, indem die letzte Schalenwindung an 2 Stellen, vorn und hinten, gegen die Spitze des Eingeweidesackes zu noch eine Strecke weit frei zu Tage tritt. Näheres siehe auf p. 72—73.

Wir wollen zunächst die fossile Belemnitenschale (Fig. 107 C) betrachten. Diese Schale ist kegelförmig, gerade, gekammert, mit nahestehenden Scheidewänden, welche an ihrer Hinterseite (Bauchseite) zum Durchtritt des fadenförmigen Sipho durchbrochen sind, der von kurzen Kalkdüten umschlossen ist. Die Spitze dieser eigentlichen Schale (Phragmocon) steckt in einer kegelförmigen Kalkscheide (Rostrum), welche sich gewöhnlich allein erhalten hat. Die vordere Wand der letzten Kammer verlängert sich nach unten zu einem dünnen, breiten Fortsatz, dem sogenannten Proostracum.

Bei Spirulirostra (Fig. 107 D) beginnt die Schale (Phragmocon) sich nach hinten (endogastrisch) einzukrümmen. Das Rostrum ist dreieckig, nach oben spitz.

Bei Spirula (E) geht die Krümmung in eine spiralige, endogastrische Einrollung über. Der Sipho ist dick, in seiner ganzen Ausdehnung von Septaldüten umgeben. Das Rostrum fehlt, ebenso ein Proostracum. Neuerdings wird allerdings mehr die Ansicht vertreten, dass Spirula sich von solchen Vorfahren der Dibranchiaten abgezweigt habe, die noch kein Rostrum besassen; darnach wäre die umgekehrte Reihe: Spirula — Spirulirostra — Belemnites die richtige.

Wieder von Belemnites ausgehend, können wir die Modification der Schale nach einer anderen Richtung verfolgen. Der Phragmocon wird immer kleiner und kürzer im Verhältniss zu dem immer länger werdenden Proostracum (Beispiel Ostracoteuthis F). Auch die Scheide wird dünner und unansehnlicher. Schliesslich reducirt sich die Schale auf einen sehr kleinen hohlen Kegel am Ende einer langen, schmalen, hornigen Lamelle,

die dem Proostracum entspricht und bei den lebenden Decapoden als G l a d i u s oder C a l a m u s bezeichnet wird (Ommastrephes G, Onychoteuthis). Bei Ommastrephes zeigt der kleine Hohlkegel noch eine regelmässige Querstreifung, wohl der letzte Ausdruck der Kammerung des

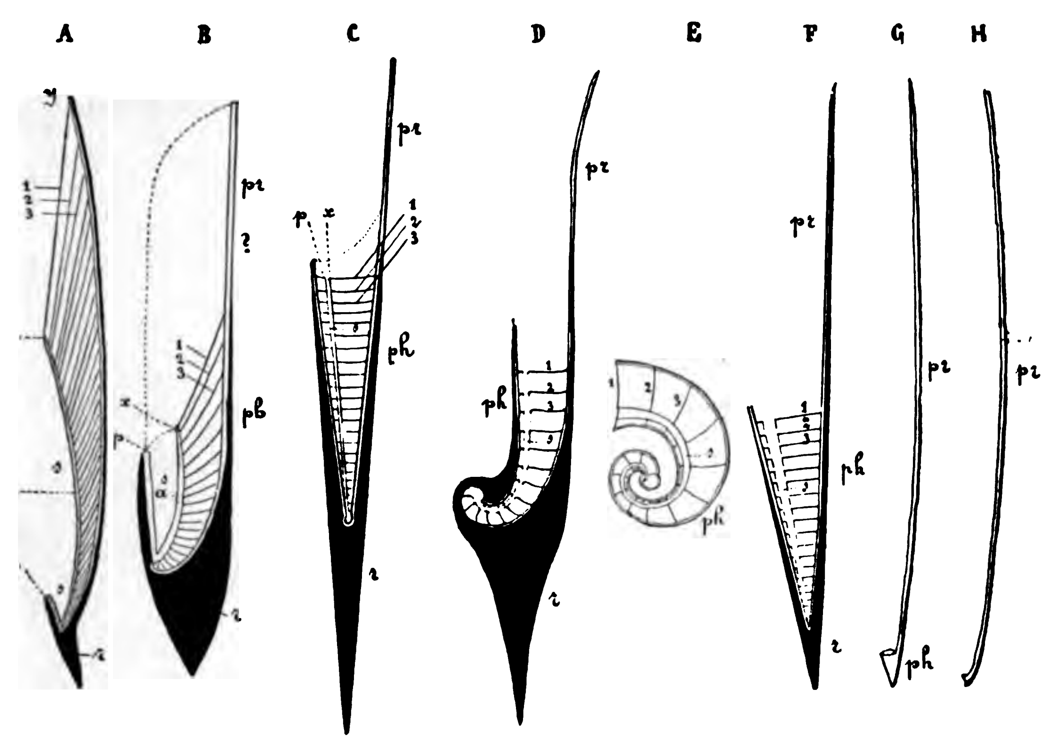



Fig. 107. *A—H* **Schematische Medianschnitte durch die Schalen von acht lebenden oder fossilen Dibranchiaten,** von der rechten Seite. Oben in der Figur ist unten im Eingeweidesack, unten in der Figur entspricht der dorsalen Spitze des Eingeweidesackes, links und rechts in der Figur ist Hinter- und Vorderseite der Schale (vergl. die Orientirung des Cephalopodenkörpers p. 43). *A* **Sepia.** *B* **Belosepia** (fossil). *C* **Belemnites** (fossil). *D* **Spirulirostra** (fossil). *E* **Spirula.** *F* **Ostracoteuthis** (fossil). *G* **Ommastrephes.** *H* **Loligopsis.** *ph* Gekammerte Schale = Phragmocon, *pr* Proostracum, *r* Rostrum = Scheide, *s* Siphonalkanal, Siphonalraum, welcher den Sipho beherbergt, *1*, *2*, *3* letzte (jüngste), vorletzte und drittletzte Scheidewand, *a* vordere Wand des Sipho, *p* hinterer, *x* vorderer Rand der ersten Septal- oder Siphonaldüte = vorderer oder hinterer Mündungsrand des Siphonalkanales.

Phragmoconus (Fig. 108). Bei D o s i d i c u s ist dieser Endkegel schon fast solid, bei L o l i g o p s i s (H) stellt er nur noch eine Verdickung am oberen Ende des Gladius dar, und bei anderen Decapoden ist er am Gladius überhaupt nicht mehr nachweisbar. Völlig verschwindet die Schale unter den Decapoden bei I d i o s e p i u s und einer Reihe von Formen aus der Familie der S e p i o l i d e n (Sepioloidea, Sepiadarium); hingegen bedarf die Angabe, dass a l l e n O c t o p o d e n eine Schale mangle, einer Berichtigung, wie weiter unten dargelegt werden soll.

Wieder von B e l e m n i t e s ausgehend, entwickelt sich die Schale nach einer dritten Richtung, nach der Richtung der Sepienschale oder -schulpe hin. Die Zwischenform ist B e l o s e p i a (B) aus dem Eocän (wenn ich

die Schale richtig interpretire). Die Schale ist etwas **gekrümmt**, die Scheidewände dicht gedrängt und schief von oben und hinten nach unten und vorn gerichtet. Sie sind hinten von einem ausserordentlich dicken Sipho durchsetzt, der in seiner ganzen Ansdehnung von einer vorn sehr dickwandigen Düte umgeben ist. So erscheint der allseitig geschlossene Hohlraum des Sipho als ein weiter, in die gekammerte Schale an ihrer Hinterseite eingesenkter Trichter. Die Schale (Phragmocon) steckt in einem dicken, stark entwickelten Rostrum, und ihre vordere und seitliche Wand setzt sich nach unten in einen breiten und nach hinten concaven Schulp (Proostracum?) fort.

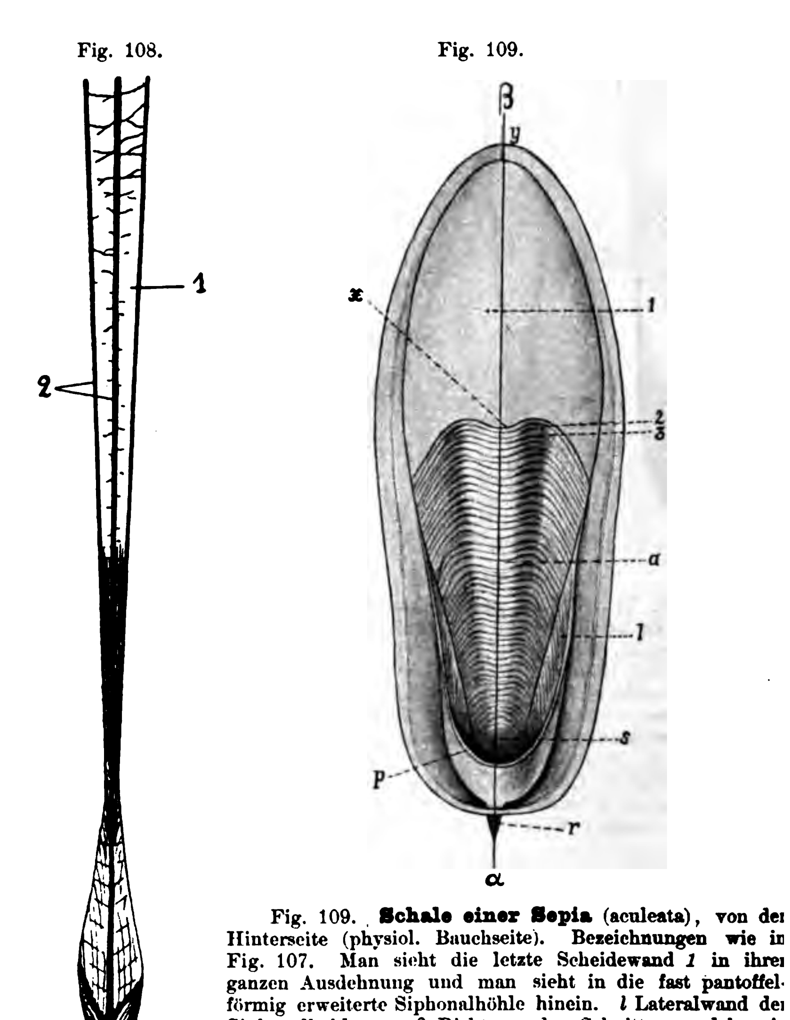



Fig. 109. **Schale einer Sepia** (aculeata), von der Hinterseite (physiol. Bauchseite). Bezeichnungen wie in Fig. 107. Man sieht die letzte Scheidewand *1* in ihrer ganzen Ausdehnung und man sieht in die fast pantoffelförmig erweiterte Siphonalhöhle hinein. *l* Lateralwand der Siphonalhöhle, α—β Richtung des Schnittes, welcher in Fig. 107 *A* schematisch abgebildet worden ist. Man vergleiche die beiden Figuren. Im Wesentlichen nach D'ORBIGNY.

Fig. 108. **Schulp von Ommastrephes,** hinterer (oberer) Theil, nach KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgeschichte. *1* Platte des Schulps, *2* hornige Leisten, *3* kegelförmiger Anhang am Hinterende (oberen Ende).

Diese Verhältnisse erscheinen bei der lebenden Sepia auf die Spitze getrieben (Fig. 107 A, Fig. 109). Der Siphonalraum breitet sich muldenförmig über dem Eingeweidesack aus. Der vor ihm liegende Theil der Scheidewände der gekammerten Schale zieht noch viel steiler von hinten und oben nach vorn und unten, so dass bei Betrachtung der Sepienschulpe von hinten die letzte Scheidewand in ihrer ganzen Ausdehnung frei zu Tage tritt (Fig. 109, *1*). Die Scheidewände sind dünne, verkalkte Conchinlamellen, die dicht übereinander liegen und nur durch sehr niedrige, gasführende Spalträume (Luftkammern) getrennt sind, welche von senkrechten Pfeilerchen durchsetzt werden. So wird diese Schulpe oder Schale sehr leicht, specifisch leichter als Wasser. Hinter dem Siphonalraum, an der hinteren, ausserordentlich verkürzten Schalenseite, liegen die kurzen Scheidewände fest aneinander, ohne sie trennende Gasräume. Das dorsale Ende der Schale steckt in einem kleinen, spitzen Rostrum.

Neuere Untersuchungen haben die eben vorgetragene Ableitung der Sepiaschale wesentlich befestigt und dargethan, dass der Bau dieser rudimentären Schalenform im Princip von demjenigen der gekammerten Schale bei Nautilus oder Spirula nicht abweicht. Der vor dem Siphonalraum gelegene, aus Lamellen und Luftkammern sich aufbauende Abschnitt der Sepiaschale wird Wulst genannt; der nach hinten und oben an den Wulst sich ansetzende Theil (*l* in Fig. 109) wird als Gabel bezeichnet. Die Scheidewände des Wulstes (Lamellen) setzen sich in die Lamellen oder Septen der Gabel fort; Gabel und Wulst zusammen umgrenzen den Siphonalraum und repräsentiren also den gekammerten Theil einer Nautilus- oder Spirulaschale. Die ganze Vorderseite der Sepiaschale wird von dem Rückenschild eingenommen, das sich aus 3 Schichten aufbaut; die innerste, Innenplatte, hängt mit den Lamellen des gekammerten Theiles, des Wulstes, zusammen; die mittlere, Mittelplatte, besteht grösstentheils aus Conchin und nimmt einen wesentlichen Antheil am Aufbau der unverkalkten Randzone des ganzen Rückenschildes; die äusserste, Rückenplatte, ist stark verkalkt und setzt sich in das kleine Rostrum fort; rings um das Rostrum und noch in weiterer Ausdehnung im dorsalen Abschnitte des Rückenschildes findet sich eine unverkalkte, aus Conchinlamellen zusammengesetzte Zone (Dornhülle), die jedoch genetisch zur Rückenplatte gehört. Die Auffassung

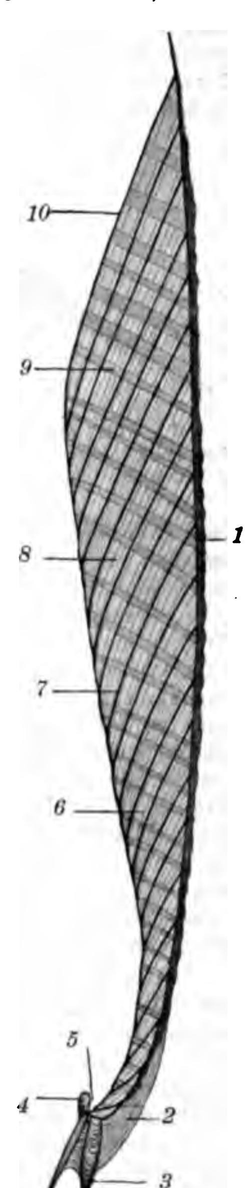



Fig. 110. **Längsschliff durch die Schale von Sepia officinalis**, nach APPELLÖF, 1894, halbschematisch. Schnittrichtung ganz entsprechend derjenigen im Schema Fig. 107 *A*. *1* Rückenschild, *2* Dornhülle, *3* Rostrum, *4* Gabel, *5* Siphonalraum, *6* freigespannte Membranen, *7* Septum des Wulstes, *8* Wulst, *9* Pfeiler, *10* letztgebildetes Septum.

erscheint berechtigt, in der Rückenplatte eine untere und vordere Ausbreitung des Rostrums, in den beiden anderen Schichten die Wand der gekammerten Schale zu erblicken (Fig. 110 und 111).

Bis vor Kurzem nahm man allgemein an, dass bei den Octopoden die Schale völlig verschwunden sei, vielleicht mit einziger Ausnahme der Familie der Cirroteuthidae, bei der noch eine rudimentäre, innere Schale gefunden worden war, die jedoch von Einzelnen nicht als solche, sondern als Theil des knorpeligen Endoskelets gedeutet wurde. Ebenso kannte man schon lange bei Octopus und Eledone unter dem Integument der Vorderseite des Eingeweidesackes in Zweizahl vorkommende Stäbchen, die als „Knorpelstreifen" bezeichnet und mit den Rückenknorpelstäben von Sepia (siehe Musculatur und Endoskelet) verglichen wurden. Neueste Untersuchungen haben jedoch dargethan, dass

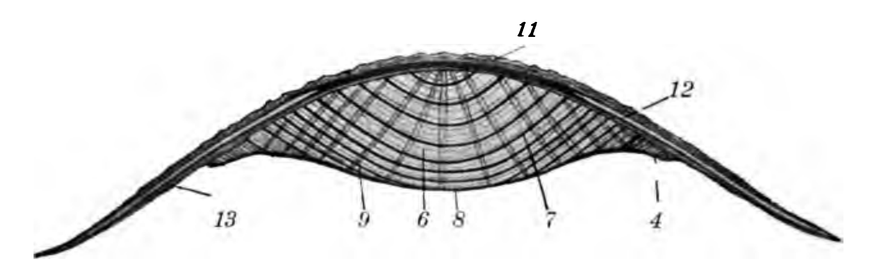



Fig. 111. **Querschliff durch die Schale von Sepia officinalis,** nach APPELLÖF, 1894, halbschematisch. Bezeichnung wie in Fig. 110, ausserdem *11* Rückenplatte, *12* Mittelplatte, *13* Innenplatte des Rückenschildes.

diese Bildungen nicht knorpeliger Natur sind, sondern aus Chitin (Conchin) bestehen, und dass sie ferner gleich wie die inneren Schalen der Decapoden vom Epithel eines (hier paarigen) Schalensackes abgesondert werden, d. h. diese Stäbchen, wie die entsprechende einheitliche Bildung bei Cirroteuthis und Verwandten, sind Reste einer ächten inneren Cephalopodenschale. Den übrigen Octopoden fehlt eine Schale vollständig mit Ausnahme des Weibchens von Argonauta, welches eine spiralig nach vorn (exogastrisch) eingerollte, leichte und dünne, äussere Schale besitzt, welche nirgends mit dem Thier fest zusammenhängt und welche, wohl mehr als zum Schutze des Körpers, zur Aufnahme der Eier dient (Fig. 46, 47). Diese Schale wird festgehalten und umfasst von dem lappenartig verbreiterten vorderen Armpaar. Sie entbehrt der Perlmutterschicht, ist porzellanartig und wird, wie es scheint, wesentlich vom Integument des Eingeweidesackes und des Mantels erzeugt. Das dorsale Armpaar soll nur die sogenannte schwarze Schicht auf deren Aussenfläche ablagern.

Die herrschende Ansicht über die Argonautaschale ist die, dass sie der Schale der übrigen Cephalopoden nicht homolog, sondern eine besondere Bildung des Argonautaweibchens sei. Dem entgegen wird neuerdings die Ansicht mit Geschick vertreten, dass die Argonautaschale eine Ammonitenschale sei, welche die Scheidewände und mit ihnen die Siphonalöffnungen, ferner die Perlmuttersubstanz verloren habe. — Sollte sich diese Auffassung als richtig erweisen, so müssten die Hauptabtheilungen der Cephalopoden anders als bisher gruppirt werden. Die Eintheilung in Tetra- und Dibranchiaten müsste fallen, da wir nicht wissen, ob

die fossilen Ammonoidea Vierkiemer waren und wann sie aus Vierkiemern zu Zweikiemern geworden sind. Man müsste dann die Cephalopoden eintheilen in: 1) Nautiloidea mit der lebenden Gattung Nautilus, 2) Ammonoidea mit den noch lebenden Octopoden und 3) Belemnoidea mit den noch lebenden Decapoden. Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass der oben erwähnte Nachweis des Vorkommens innerer Schalen bei Octopoden dieser letztgenannten Auffassung nicht günstig ist. Wenn nun auch Argonauta gerade keine innere Schale mehr besitzt, tritt doch wenigstens während der Entwickelung vorübergehend eine sogen. Schalendrüse auf, d. h. eine Ektodermeinstülpung, die bei den Formen mit innerer Schale die letztere absondert; andererseits wird an der Zusammengehörigkeit von Argonauta und der anderen Octopoden niemand zweifeln. (Siehe auch Bemerkung über Schalenmuskeln p. 98.)

Zweiklappige, als Aptychen bezeichnete Schalenstücke, die theils in der Wohnkammer von Ammonoiden, theils für sich isolirt aufgefunden werden und deren Zugehörigkeit zum Körper bestimmter Ammonoidenarten nachgewiesen ist, hat man bald als Schutzapparate der Nidamentaldrüse, bald als Analoga oder Homologa der Trichterknorpel der Decapoden, bald als Deckel zum Verschlusse des Gehäuses gedeutet. Diese letzte Ansicht scheint jetzt allgemeine Anerkennung gewonnen zu haben. Ein solcher Aptychus kommt, wie vor kurzem gezeigt wurde, schon ganz jungen Thieren zu. Derselbe Fund, der diese Thatsache beweist, macht auch höchst wahrscheinlich, dass die Ammoniten, oder wenigstens einzelne Formen, die junge Brut in dem Schalenraum mit sich herumführten, ähnlich wie dies heutzutage noch Argonauta thut.

## V. Uebersicht über die Anordnung der Organe der Mantelhöhle und der in ihr liegenden äusseren Mündungen innerer Organe.

Wir halten es für zweckmässig, dieses Kapitel in die vergleichende Anatomie der Mollusken einzuschieben. Es dient in erster Linie dazu, das Verständniss der Asymmetrie der Gastropodenorganisation zu erleichtern und eine Vereinfachung der Darstellung in späteren Kapiteln zu erzielen.

Der Nutzen einer solchen Uebersicht leuchtet ein, wenn man erwägt, dass zahlreiche wichtige Organe in der Mantelhöhle auf einen relativ engen Raum zusammengedrängt sind, und dass mit Ausnahme der Mundöffnung des Darmkanals alle Oeffnungen der wichtigen inneren Organe in der Mantelhöhle liegen. Man spricht deshalb wohl auch von einem circumanalen Organcomplex, dieser Ausdruck ist besonders für die Gastropoden passend. Passender, weil für fast sämmtliche Mollusken gültig, erscheint mir der Ausdruck pallialer Organcomplex, worunter nicht nur die Mantelorgane selbst, sondern auch die in der Mantelhöhle liegenden Ausmündungen innerer Organe verstanden sein sollen.

Die wichtigsten Theile des pallialen Complexes sind: das Ctenidium (Kieme), das Osphradium (SPENGEL'sches Organ, Geruchsorgan, Nebenkieme), die Hypobranchialdrüse, der After und oft auch das Rectum, die Nephridialöffnungen und oft auch die Niere, die Geschlechtsöffnungen, ferner häufig das Pericard mit dem eingeschlossenen Herzen.

Wir müssen von den Verhältnissen der ursprünglichsten aller lebenden Molluskenformen, der Chitoniden, ausgehen, welche schon p. 36 geschildert worden sind.

Der After liegt am hinteren Körperende median in der Mantelrinne, jederseits davor die Nephridialöffnung und wieder jederseits vor dieser die Genitalöffnung.

## A. Prosobranchia.

a) Diotocardia. Bei Fissurella ist der palliale Organcomplex noch vollständig symmetrisch; aber wir finden ihn, ebenso wie die Mantelfalte und die Mantelhöhle, anstatt hinten, wie dies bei Chiton der Fall war, vorn am Eingeweidesack. Wir haben uns vorzustellen, dass der gesammte Complex sich von hinten dem rechten Körperrand entlang nach vorn verschoben hat, so dass die ursprünglich linke Kieme jetzt vorn rechts, die ursprünglich rechte jetzt vorn links zu liegen kommt. Dasselbe gilt auch von den übrigen Organen des Complexes. Torsion des Pallialcomplexes.

Um eine Verwechselung mit den übrigen Gastropoden und den übrigen Mollusken überhaupt zu vermeiden, werde ich in diesem Kapitel die hypothetische ursprüngliche Lage eines Organes durch ein in Klammer gesetztes ur — ursprünglich rechts — oder ul — ursprünglich links — bezeichnen.

Oben in der Mantelhöhle von Fissurella, unter dem Loch in Mantel und Schale in der Mittellinie des Körpers, liegt der After, dicht rechts davon die rechte (ul), links davon die linke (ur) Nephridialöffnung und ebenso symmetrisch rechts und links die rechte (ul) und linke (ur) Kieme. Gesonderte Osphradien fehlen. Genitalöffnungen fehlen, da die Geschlechtsdrüse in das rechte Nephridium einmündet. (Fig. 112.)

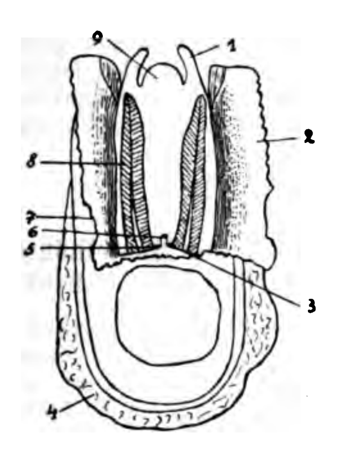



Fig. 112. **Fissurella,** von der Rückenseite gesehen, nach Entfernung der Schale, nach RAY-LANKESTER Encycl. brit. Die Mantelfalte ist der Länge nach aufgeschnitten und nach beiden Seiten zurückgeschlagen. *1* Tentakel, *2* zurückgeschlagener Theil des Mantels, *3* Mündung des rechten (*ul*) Nephridiums, *4* Fuss, *5* Mündung des linken (*ur*) Nephridiums, *6* Anus, *7* Contour des dorsalen Mantelloches, *8* linkes (ur) Ctenidium, *9* Schnauze.

Bei der Gattung Fissurella scheint eine besondere Hypobranchialdrüse nicht differenzirt zu sein, wohl aber kommt eine solche in starker Entwickelung bei Cemoria (im weiblichen Geschlecht) und bei Emarginula vor. Es handelt sich um eine paarig auftretende Drüse, deren beide Hälften oben, am Dache der Mantelhöhle gegenüber den Kiemen rechts und links vom Enddarm symmetrisch gelagert sind.

Haliotis. In der nach links verschobenen Mantelhöhle verläuft, an der Mantelfalte befestigt, der Enddarm ziemlich weit nach vorn, so dass der After eine beträchtliche Strecke weit vom hinteren Grunde der Höhle entfernt ist. Rechts vom Enddarm das rechte (ul), links davon das grössere linke (ur) Ctenidium, beide am Mantel befestigt, weit nach vorn ziehend. Unweit der Basis der Kiemen, im oberen und

hinteren Grund der Mantelhöhle rechts und links die rechte und linke Nephridialöffnung. Zwischen dem Enddarm und der linken Kieme, ebenfalls auf dem Mantel, die langgestreckte, stark ausgebildete Hypobranchialdrüse (Schleimdrüse), die so weit nach vorn reicht wie die Kieme. Nur ein kleiner Theil der Drüse liegt rechts zwischen Rectum und rechter Kieme, soweit das Rectum reicht. Es existiren 2 Osphradien, welche als 2 Streifen dem freien, der Mantelhöhle zugekehrten Rande der Kiemenaxe entlang laufen.

Turbiniden und Trochiden. Nur die linke Haliotiskieme (ur) erhält sich, sie liegt weit links an der Decke der Mantelhöhle (Mantel). Das Rectum geht an dieser Decke weit nach vorn. Zwei Nephridialöffnungen im Grunde der Mantelhöhle auf Papillen zu beiden Seiten des Rectums. Die Hypobranchialdrüse zeigt sich auf verschiedenen Stadien der Entwickelung, am besten ist sie bei den Turbiniden ausgebildet. Ihre grösste Entfaltung nimmt sie zwischen Rectum und Kieme, also rechts von der Kieme und links vom Rectum. Doch kommt bei Turbiniden auch noch ein Theil rechts vom Rectum vor. Osphradium diffus auf der Kiemenaxe.

Neritina. Nur eine Kieme (linke Haliotiskieme [ur]), welche ziemlich weit nach rechts herübergerückt ist. Enddarm asymmetrisch ganz rechts in der Athemhöhle, sich in der Mantelhöhle weit nach vorn erstreckend, so dass der After nahe dem rechten Rande der Mantelspalte liegt. Nur **eine** Nephridialöffnung links von der Basis der

Fig. 113. Fig. 114.

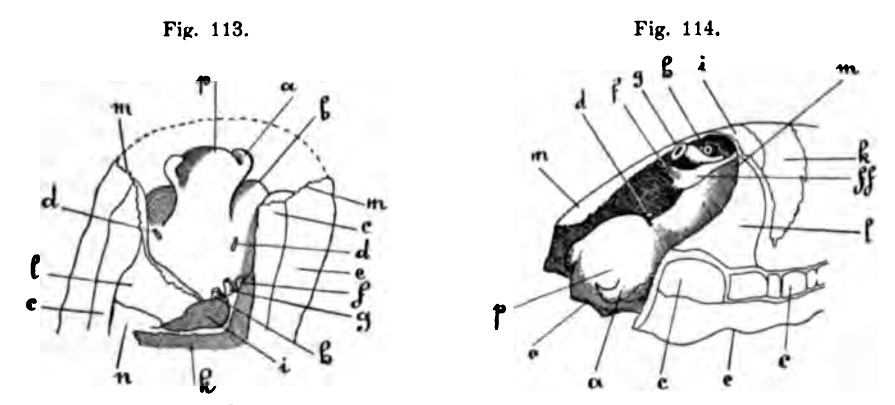


Fig. 113. **Vorderer Theil von Patella** von oben, nach Entfernung der Mantelfalte, nach RAY-LANKESTER, Encycl. brit. *a* Tentakel, *b* Fuss, *c* Fussmuskeln (Schalenmuskel), *d* Osphradien, *e* Mantelfalte, *f* Mündung des rechten Nephridiums, *g* Afterpapille und After, *h* Papille und Oeffnung des linken Nephridiums, *i* linkes Nephridium, *k* rechtes Nephridium, *l* Pericard, *n* Verdauungsdrüse (Leber), *m* Schnittrand des abgeschnittenen Mantels, *p* Schnauze.

Fig. 114. **Dasselbe Präparat** von der linken Seite. Bezeichnungen wie in der vorhergehenden Figur. *o* Mund, *ff* subanaler Theil des rechten Nephridiums.

Kieme ganz oben im Grunde der Mantelhöhle. Die Innenfläche des Mantels zwischen Rectum rechts und Kieme links ist drüsig und stellt die wenig differenzirte Hypobranchialdrüse dar. Die Geschlechtsöffnung dicht neben dem Anus. Ein wenig entwickeltes Osphradium findet sich am Grunde der Kiemenaxe.

Docoglossa. Bei den Patelliden (Fig. 113, 114) ragt vom Mantelgrunde ein kurzes Stück Enddarm kegelförmig in die wenig

ansehnliche Mantelhöhle vor. Dieser **Analkegel** liegt nicht in der Mittellinie, sondern ist merklich nach rechts verschoben. Rechts und links von ihm liegen auf kurzen, kegelförmigen Papillen die Oeffnungen der beiden **Nephridien**. Eine gesonderte **Geschlechtsöffnung** fehlt. Bei den **Acmaeiden** (Fig. 115) finden wir links in der Mantelhöhle eine Kieme, welche am Mantel befestigt ist. Ueber die sonstigen Kiemenverhältnisse der Docoglossen vergleiche weiter unten. Auf dem Boden der Kiemenhöhle treffen wir ferner rechts und links ein **Osphradium**, in Form eines kleinen Fleckes von Sinnesepithel, das auf einem kleinen Höcker liegen kann. Ob bei Patella ein dicht an jedem Osphradium liegender Höcker, der einen von Scheidewänden durchsetzten Blutraum enthält, als rudimentäre Kieme gedeutet werden kann, erscheint namentlich aus dem Grunde zweifelhaft, weil die 2 Höcker auf dem Boden der Mantelhöhle sich erheben, während z. B. bei Acmaea, wo linkerseits noch eine ächte Kieme vorkommt, diese Kieme weit entfernt von dem linksseitigen Osphradium und in der gewöhnlichen Lage an der Decke der Mantelhöhle (Innenfläche des Mantels) liegt.

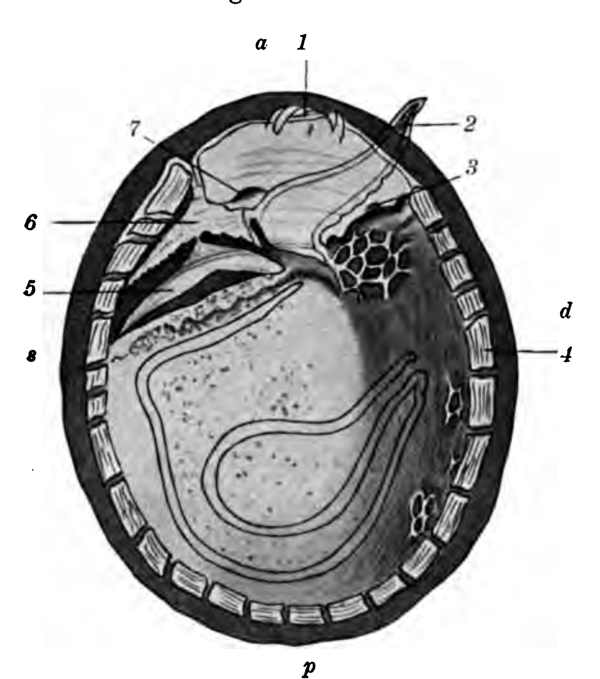



Fig. 115. **Scurria scurra** (Docoglossa), von oben, nach HALLER, 1894. Schale entfernt. *a* Vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links. *1* Kopf, *2* Ctenidium, *3* rechtes Osphradium, *4* Gehäusemuskel, *5* Herzkammer, *6* Vorhof, *7* linkes Osphradium.

b) **Monotocardier.** In dieser formenreichen, aber der Organisation nach sehr einheitlichen Abtheilung ist die Anordnung des pallialen Organcomplexes im Ganzen eine sehr einförmige. Immer ist die einzige Geschlechtsöffnung von der einzigen Nephridialöffnung getrennt. Die Lage der Organe in der geräumigen Mantelhöhle (Fig. 116) ist von rechts nach links folgende:

1) Zu äusserst rechts der **Ausführungsgang der Geschlechtsproducte** (Eileiter oder Samenleiter), der in der Mantelhöhle mehr oder weniger weit nach vorn verläuft.

2) Ihm links dicht anliegend, doch schon ganz an der Decke der Mantelhöhle, das **Rectum**.

3) Links vom Rectum ganz hinten und oben im Grunde der Mantelhöhle in der Scheidewand, welche diese von der darüber und dahinter liegenden Niere trennt, die **spaltförmige Nephridialöffnung**.

Eine Ausnahme hievon machen Paludina und Valvata, bei welchen diese Oeffnung an das Ende eines am Mantel nach vorn verlaufenden Harnleiters verschoben wird.

4) Es folgt auf der Decke der Mantelhöhle (innere Oberfläche des Mantels) die verschieden stark entwickelte Hypobranchialdrüse (Schleimdrüse, Purpurdrüse), dann

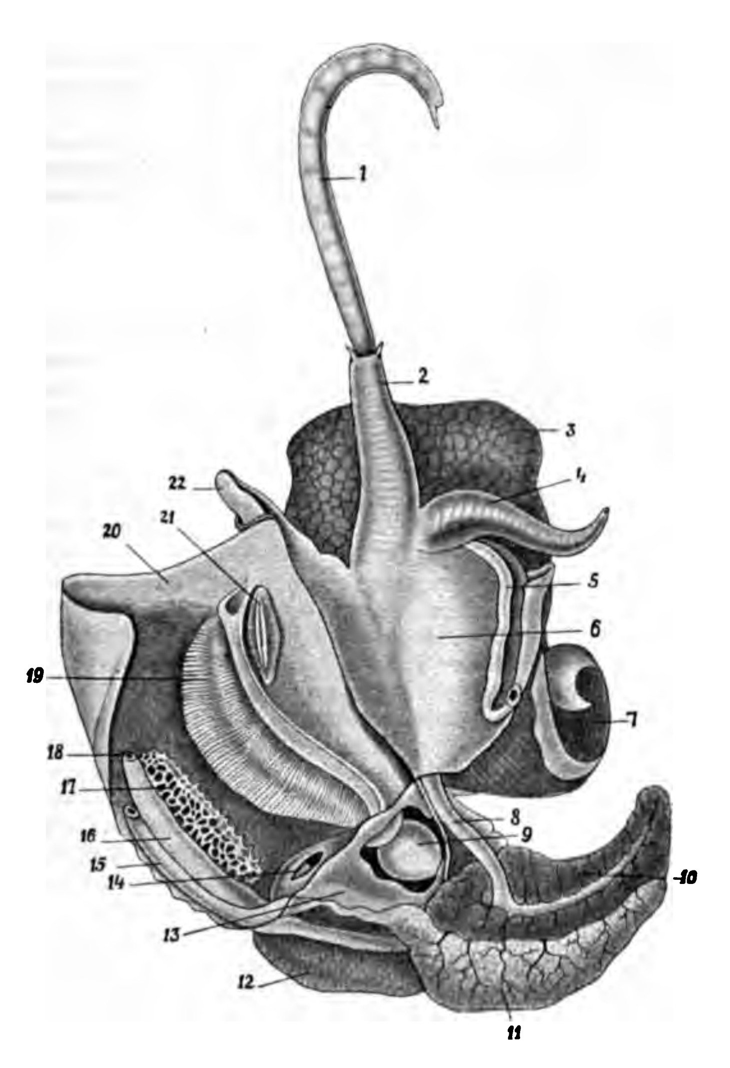



Fig. 116. **Pyrula tuba**, Männchen, aus der Schale herausgenommen, nach SOULEYET, Voy. Bonite. Mantel an der Basis und rechts aufgeschnitten und auf die linke Seite gelegt. Die Pallialorgane liegen deshalb invers. *1* Rüssel, *2* Schnauze, *3* Fuss, *4* Penis, *5* Samenleiter, Fortsetzung bei *15*, *6* Boden der Mantelhöhle = Nackenintegument, *7* Spindelmuskel, *8* Darm, *9* Herz im aufgeschnittenen Pericard, *10* Verdauungsdrüse (Leber), *11* Hoden, *12* und *13* Niere, *14* Nierenöffnung, *15* Samenleiter, *16* Enddarm, *17* Hypobranchialdrüse, *18* After, *19* Ctenidium (Kieme), *20* Mantel, *21* Osphradium, *22* Athemsipho.

5) schon ganz links, ebenfalls auf der Decke der Mantelhöhle das einzeilig gefiederte Ctenidium (das linke Ctenidium [ur] von Haliotis und Fissurella), an dessen Basis, am Grunde der Mantelhöhle, oft noch das Pericard mit der durchschimmernden Herzkammer und dem Vorhof sichtbar wird.

6) Schliesslich zu äusserst links das Osphradium, als immer wohl ausgebildetes, scharf umschriebenes, fadenförmiges oder zweizeilig gefiedertes, der Decke der Mantelhöhle aufsitzendes Organ.

Die Topographie des pallialen Organcomplexes der Heteropoden, die sich mit Formen wie Atlanta eng an die übrigen Monotocardier anschliessen, bedarf einer neuen genauen Untersuchung. Das Osphradium liegt an der Basis der Kiemen.

Die Veränderungen, welche die Pallialorgane bei Formen, die sich secundär an das Leben auf dem Lande angepasst haben, erfahren (Verschwinden des Ctenidiums, des Osphradiums, der Hypobranchialdrüse), sind beim Abschnitt Respirationsorgane näher geschildert.

## B. Opisthobranchia.

Die Lagerung der Pallialorgane der Opisthobranchier lässt sich direct von dem bei den Prosobranchiern beobachteten Zustande ableiten; wir können aber nur bei den Tectibranchia von einem pallialen Organcomplex sprechen, da nur bei diesen eine deutliche, rechts am Körper gelegene Mantelfalte entwickelt ist. Die bei den Tectibranchiern bestehenden Verhältnisse werden sofort verständlich, wenn man sich die Mantelhöhle sammt den Pallialorganen aus ihrer Lage vorn am Körper (Lagerung bei den Prosobranchiern) längs der rechten Körperseite mehr oder weniger weit nach hinten zurückverschoben denkt. Es spricht alles dafür, dass ein derartiger Vorgang bei den Stammformen der Opisthobranchier stattgefunden hat, und man bezeichnet ihn im Gegensatz zu jener Verschiebung der Mantelhöhle von hinten nach vorn (Torsion), wie sie für die Urformen der Prosobranchier angenommen werden muss, als Rückverschiebung oder Detorsion des pallialen Organcomplexes. Die Opisthobranchier stammen also von prosobranchierartigen Formen ab. Wenn die Detorsion ihr Maximum erreicht, d. h. wenn die Mantelhöhle wieder ihre ursprüngliche Lage hinten am Körper einnimmt, so sehen wir den Zustand hergestellt, den wir für die Urform der Gastropoden und für das hypothetische Urmollusk angenommen haben. Thatsächlich wird dieser Zustand aber nirgends mehr bei den Opisthobranchiern erreicht; denn einmal ist bereits den zwischen Proso- und Opisthobranchiern vermittelnden Formen gleich wie den meisten Prosobranchiern die rechte Hälfte des Pallialcomplexes verloren gegangen (rechtes [ul] Ctenidium, rechtes [ul] Osphradium, rechtes [ul] Nephridium etc.), so dass also bei vollständiger Detorsion nur die ursprünglich rechte Hälfte der Pallialorgane in der hinten gelagerten Mantelhöhle wieder auftreten würde; dann kommt bei denjenigen Formen der Opisthobranchier, die allein noch den Pallialcomplex bewahrt haben, also den Tectibranchiern, fast durchweg nur eine unvollständige Detorsion zu Stande in dem Sinne, dass die Mantelhöhle mit ihren Organen nur auf die rechte Körperseite und nicht ganz nach hinten verschoben wird. Für die Existenz eines solchen Detorsionsvorganges innerhalb der Gruppe der Opisthobranchier sprechen eine Reihe von Uebergangsformen, die in schönster Weise vom Prosobranchierhabitus zur typischen Opisthobranchierorganisation die Brücke

bilden. Der Schwerpunkt des Beweises liegt in der Configuration des Nervensystems (Nachweis chiastoneurer Formen).

Diese Uebergangsformen liefert die Abtheilung der Cephalaspidea (Bullidae), unter denen sich vor allem Actaeon in vielen Beziehungen noch ganz wie ein Prosobranchier verhält. Die Familie der Actaeonidae reicht mit einzelnen Vertretern bis ins Carbon zurück und ist die älteste Opisthobranchierfamilie.

Was den pallialen Organcomplex dieser Form anbetrifft, so sehen wir, dass die wohlentwickelte Mantelhöhle noch vorn am Körper liegt, dass sie sich aber bereits vollständig rechts von der Medianlinie öffnet (Fig. 11, 73 und 117). In der Mantelhöhle findet sich

1) an der Decke das Ctenidium vom Typus der Tectibranchierkieme (Faltenkieme); es liegt vor dem Herzen (prosobranch);

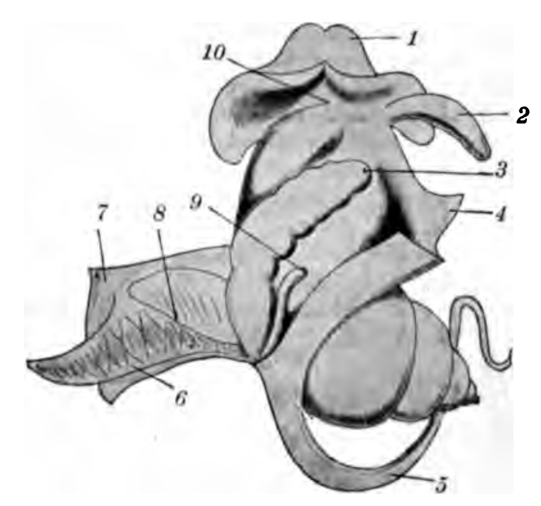



Fig. 117. **Actaeon tornatilis**, von oben, nach PELSENEER, 1894. Schale entfernt. Die Mantelhöhle ist geöffnet und der grösste Theil der Mantelfalte auf die linke Seite hinübergeschlagen. *1* Kopfschild, *2* Penis, *3* weibliche Geschlechtsöffnung, *4* unterer Mantellappen, *5* spiralig gewundener Anhang des Mantels, *6* Ctenidium, *7* zurückgeschlagene Partie der Mantelfalte, *8* Nierenöffnung, *9* Anus, *10* Stelle, wo die Oeffnung der Mantelhöhle beginnt.

2) an der Basis der Kieme ein Osphradialganglion mit Osphradium;

3) ebenfalls an der Decke, hinten in der Mantelhöhle, rechts vom Herzen und vom abführenden Kiemengefäss die Niere, an deren rechtem Rande die spaltförmige Nephridialöffnung liegt;

4) rechts von der Kieme, zwischen ihr und dem freien Mantelrande, eine wohl entwickelte Hypobranchialdrüse;

5) am Boden, auf der rechten Seite und eine Strecke weit in der Mantelhöhle verlaufend, das Rectum;

6) neben dem Enddarm der Oviduct, dessen Oeffnung, die weibliche Geschlechtsöffnung, weit vorn in der Mantelhöhle, aber noch innerhalb derselben liegt.

Gerade in Bezug auf die Geschlechtsorgane zeigt Actaeon nicht so ursprüngliche Verhältnisse wie alle übrigen Bulliden. Actaeon ist, wie alle Opisthobranchier, hermaphroditisch; während nun aber sonst bei den Bulliden beiderlei Geschlechtsproducte durch eine gemeinsame Oeffnung, die hermaphroditische Geschlechtsöffnung, entleert und von da weg die Spermatozoen durch eine Wimperrinne zu dem vorn am Körper gelegenen, männlichen Begattungsorgan geführt werden (ganz entsprechend den Verhältnissen bei den männlichen Prosobranchiern), geht bei Actaeon bereits vom Zwittergang ein besonderes, zum Penis verlaufendes Vas deferens ab. Der in der Mantelhöhle liegende Geschlechtsgang ist daher nur

Oviduct und die Oeffnung nur weibliche Geschlechtsöffnung. Wichtig ist jedoch, dass diese noch, gleich wie die hermaphroditische Oeffnung einiger anderer Bulliden, innerhalb der Mantelhöhle liegt.

Im Grossen und Ganzen zeigt sich also bei Actaeon wieder dieselbe Anordnung des Pallialcomplexes wie bei den höheren Prosobranchiern.

Bei den anderen Bulliden und weiterhin bei den übrigen Tectibranchiern verschiebt sich nun die Mantelhöhle mit den zugehörigen Organen mehr oder weniger weit auf der rechten Körperseite von vorn nach hinten: siehe Scaphander (Fig. 118), Aplysia (Fig. 119). Wir finden hier im Allgemeinen folgende Lage der Pallialorgane:

1) Zu hinterst, oft kaum oder nicht vom Mantel bedeckt, bisweilen auf der Spitze eines Kegels, der After, in dessen Nähe mitunter eine Analdrüse.

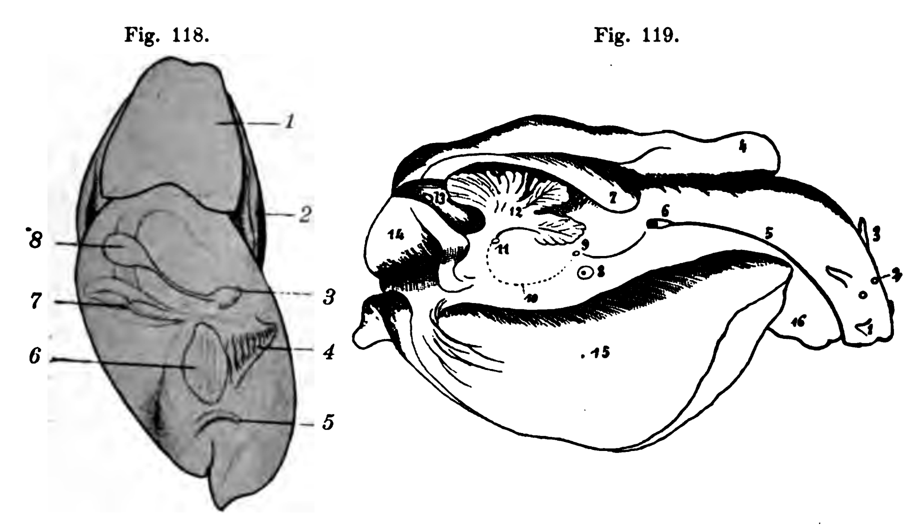



Fig. 118. **Scaphander lignarius**, von oben, nach PELSENEER, 1894. Schale entfernt. Die Organe des Pallialcomplexes und ein Theil der Geschlechtsorgane sind durchschimmernd dargestellt. *1* Kopfschild, *2* Parapodium, *3* hermaphroditische Geschlechtsöffnung, *4* Ctenidium, *5* Anus, *6* Niere, *7* Herz, im Pericard liegend, *8* Receptaculum seminis.

Fig. 119. **Aplysia** von der rechten Seite, das rechte Parapodium (*15*) nach unten umgeschlagen; man sieht den **Pallialcomplex** unter der Mantelfalte *7*, nach LANKESTER, Encycl. brit. *1* Vordere Tentakel, *2* Augen, *3* hintere Tentakel (Rhinophoren), *4* linkes Parapodium, *5* Samenfurche, *6* Geschlechtsöffnung, *7* Mantelfalte, *8* Drüse, *9* Osphradium, *10* Contour der durchschimmernden Niere, *11* Nephridialöffnung, *12* Ctenidium, *13* After, *14* Eingeweidesack, *15* rechtes Parapodium, *16* vorderer Theil des Fusses.

2) Davor, zwischen diesem und dem Ctenidium, die Nephridialöffnung, auf diese kann folgen

3) eine Hypobranchialdrüse, ferner

4) das Ctenidium und an dessen Basis oder auf dessen Axe

5) das Osphradium, endlich

6) die Geschlechtsöffnung, welche bei den Opisthobranchiern am weitesten vorn liegt. Diese Stellung der Geschlechtsöffnung, die scheinbar die Uebereinstimmung der Lagerungsverhältnisse des Pallialcomplexes der Prosobranchier und Opisthobranchier stört, ist dadurch zu erklären, dass sich der Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse von den

Pallialorganen abgelöst und unabhängig gemacht hat, so dass er von dem Vorgange der Detorsion unberührt blieb und in der ursprünglichen Lage, die er bei den Prosobranchiern einnahm, verharrt. (Zugleich ein weiterer Beweis für die Existenz eines Detorsionsprocesses bei den Opisthobranchiern.)

Bei den übrigen Opisthobranchiern löst sich mit dem Schwunde der Mantelhöhle und des ächten Ctenidiums der palliale Organcomplex auf. (Aehnliche Verhältnisse wie bei den Tectibranchiaten finden sich, abgesehen von der Kieme, nur noch bei den Phyllidiidae.) Die einfache oder doppelte Geschlechtsöffnung liegt immer asymmetrisch auf der rechten Seite und immer vor dem After, der bald asymmetrisch auf der rechten Seite, bald in der Mittellinie des Rückens zwischen der Mitte und dem Hinterende des Körpers sich befindet. Die Nierenöffnung findet sich zwischen After und Geschlechtsöffnung, dem ersteren bisweilen dicht angelagert.

Bei den Pteropoda gymnosomata (Fig. 17 und 120) fehlen Schale und Mantel. Wo ein Ctenidium sich erhalten hat, wie bei Dexiobranchaea und Pneumoderma, liegt dasselbe ziemlich weit hinten auf der rechten Körperseite, weit hinter dem After. Es hat sich das Ctenidium mit dem Schwunde des Mantels offenbar von der ursprünglichen Stelle zwischen After und Geschlechtsöffnung nach hinten verlagert, während das Osphradium, welches sonst in unmittelbarer Nähe des Ctenidiums liegt, da, wo man es beobachtet hat, die ursprüngliche Lage beibehalten hat.

Der After liegt vorn hinter der rechten Flosse, die Nephridialöffnung in seiner unmittelbaren Nähe, getrennt von ihm oder vereinigt mit ihm, im Grund einer gemeinsamen Vertiefung (Kloake). Unmittelbar vor dieser liegt das Osphradium. Dann folgt in einiger Entfernung weiter vorn am Nacken, auf der rechten Seite hinter der Basis der rechten Flosse, die Geschlechtsöffnung, von welcher aus, wie bei vielen Tectibranchiern, eine Flimmerfurche an der Oberfläche des Körpers nach vorn zu der vor dem Fusse auf der rechten Seite gelegenen Oeffnung des Penis verläuft.

Alle Thecosomata besitzen einen Mantel und eine Mantelhöhle und häufig auch eine Schale, die bei den Cymbuliidae durch eine knorpelige Pseudoconcha, eine subcutane Bildung des Mantels, ersetzt wird.

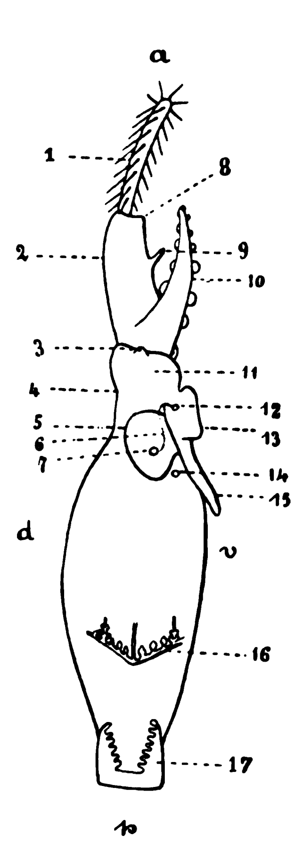



Fig. 120. **Pneumoderma**, schematisch, von der rechten Seite, nach PELSENEER, 1887. *1* Rechter ausgestülpter Hackensack, *2* Rüssel, *3* rechter Buccaltentakel, *4* Lage des rechten Nackententakels, *5* rechte Flosse (Parapodium), *6* Samenfurche, *7* Geschlechtsöffnung, *8* Lage des Kiefers, *9* ventrale Rüsselpapille, *10* rechter saugnapftragender Buccalanhang, *11* Kopf, *12* Penisöffnung, *13* rechter vorderer Fusslappen, *14* Anus, *15* hinterer Fusslappen, *16* Ctenidium, *17* hintere adaptive Kieme, *d*, *v*, *a*, *p* dorsal, ventral, vorn, hinten.

Unter den Thecosomata weisen die Limaciniden die ursprünglichen Verhältnisse auf: dorsale oder vorderständige Mantelhöhle, gewundene Schale, Operculum. Freilich fehlt das Ctenidium. Links im Grunde der Mantelhöhle liegt das Pericard, dicht vor diesem die Niere mit der engen Oeffnung in die Mantelhöhle, dann folgt das Osphradium (wo es beobachtet ist) und schliesslich ganz an der rechten Seite der Mantelhöhle der After mit der Afterdrüse. An der Decke der Mantelhöhle findet sich eine Manteldrüse (Hypobranchialdrüse, SCHILD). Die Geschlechtsöffnung liegt vorn rechts an der Kopfregion; von ihr aus setzt sich eine Wimpergrube dorsalwärts zu der vorn zwischen den Flossen gelegenen Oeffnung des Penis fort.

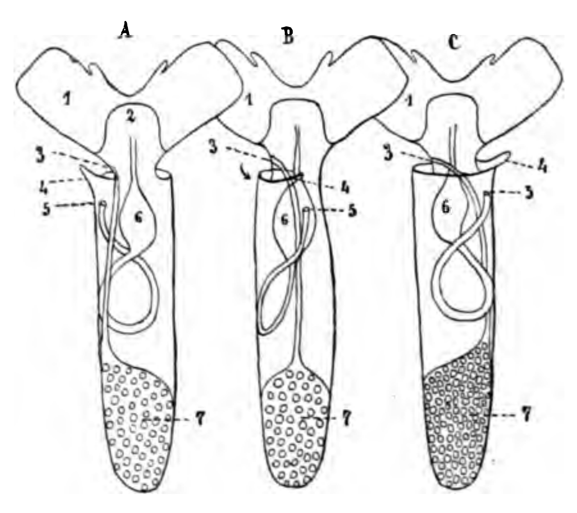



Fig. 121. *A, B, C* **Drei Schemata zur Demonstration des Verhältnisses der Limacinidae zu den Cavoliniidae,** nach BOAS, 1886. *A* **Limacinidae.** *B* Hypothetisches Zwischenstadium zwischen Limaciniden und Cavoliniiden. Der Eingeweidesack um 90° gedreht. *C* **Cavoliniidae.** Alle drei von der Ventralseite, resp. Hinterseite. Bei *A* ist der Eingeweidesack gerade, nicht gewunden gezeichnet, während er in Wirklichkeit gewunden ist. *1* Rechte Flosse (Parapodium), *2* Fuss, nach vorn umgeklappt, *3* Geschlechtsöffnung, *4* tentakelartiger Anhang des Mantelrandes, *5* After, *6* Kaumagen, *7* Gonade.

Gegenüber den Limaciniden, d. h. den Thecosomata mit gewundener Schale, zeigen die Thecosomata mit gerader Schale, die Cavoliniidae und Cymbuliidae eine sehr abweichende Anordnung des pallialen Organcomplexes, die erklärt wird, wenn man annimmt, dass der grössere hintere Körpertheil (der Eingeweidesack) der Limaciniden mit dem ganzen ihm angehörigen pallialen Complex sich gegenüber der Kopfregion und der ihr angehörenden Genitalöffnung um 180° (um die Längsaxe des Körpers) gedreht habe. Es ergeben sich dann die thatsächlichen Lagerungsverhältnisse bei den Cavoliniiden und Cymbuliiden: hintere (ventrale) Mantelhöhle; in ihr der After links, Pericard, Niere und Osphradium rechts; Genitalöffnung in der ursprünglichen Lage rechts. Grund und Bedeutung dieser Drehung sind zur Zeit noch nicht erkannt.

## C. Pulmonata.

Auch die Pulmonaten müssen wie die Opisthobranchier von prosobranchierartigen Stammformen abgeleitet werden und zwar höchst wahrscheinlich durch Vermittelung tectibranchierähnlicher Uebergangsstadien. Immerhin ist bei den Pulmonaten der für die Hinterkiemer oben geschilderte Vorgang der Detorsion nicht so weit vorgeschritten wie bei vielen Formen aus der letztgenannten Abtheilung. Die Lagerung des pallialen Complexes erinnert im Allgemeinen an diejenige bei Actaeon.

Die einfache oder doppelte (♀ und ♂) Geschlechtsöffnung (Fig. 122) ist aus dem pallialen Organcomplex ausgeschieden; sie liegt ausserhalb der Mantelhöhle seitlich rechts am Kopfe oder Nacken [1]). Immerhin zeigen sich bei der Familie der Auriculiden, die wohl an der Wurzel des Pulmonatenstammbaumes steht, noch sehr einfache Verhältnisse in Bezug auf die Leitungswege der Geschlechtsproducte, Verhältnisse, die sich ganz an diejenigen der Tectibranchier und in letzter Linie, wie oben ausgeführt worden, an die der Prosobranchier anschliessen. Im einfachsten Falle (Pythia unter den Auriculiden) führt von der hermaphroditischen Geschlechtsöffnung (alle Pulmonaten sind wie die Opisthobranchier

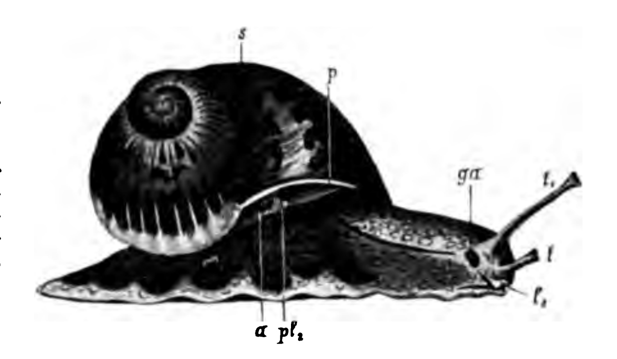



Fig. 122. **Helix aspersa**, ganz ausgestreckt, von der rechten Seite, nach HOWES, Atlas of biol. *a* Anus, im Athemloch $pl_1$ zu Tage tretend, *s* Schale, *p* Mündungsrand der Schale, *ga* Geschlechtsöffnung, $t_1$ Augententakel, *t* vordere Tentakel, $l_1$ Oberlippe.

Hermaphroditen) eine Wimperrinne, welche an der rechten Körperseite verläuft, die männlichen Geschlechtsproducte zum Penis, der rechts vorn am Kopfe liegt. (Näheres siehe unter Abschnitt Geschlechtsorgane.) Bei den Oncidiiden liegt die männliche Oeffnung vorn unter dem rechten Tentakel, die weibliche am hinteren Körperende in der Nähe des Afters.

Die Anordnung der übrigen Theile des pallialen Organcomplexes ist typisch, d. h. abgesehen von aberranten Formen, wie Daudebardia, Testacella, Oncidiiden, Vaginuliden, Janelliden, folgende:

(Wir erinnern uns dabei, dass die Mantel- oder Lungenhöhle nur durch das rechts liegende Athemloch mit der Aussenwelt communicirt.)

1) Ganz rechts in der Lungenhöhle liegt das Rectum, welches mit dem After in das Athemloch ausmündet. Bei Auricula myosotis mündet der Enddarm noch innerhalb der Mantelhöhle, allerdings in der Nähe des Athemloches, aus.

2) Im hinteren Grunde der Höhle, an der Decke derselben, liegt das Nephridium (Niere).

1) Bei Atopos liegt die weibliche Oeffnung noch innerhalb des Athemloches.

3) Links neben der Niere, ebenfalls am hinteren und oberen Grunde und an der Decke der Lungenhöhle liegt der Herzbeutel, mit der Herzkammer und der Vorkammer in seinem Innern. Die Vorkammer liegt vor der Herzkammer. Aus der Kammer entspringt nach oben und hinten der Aortenstamm, aus der Vorkammer die an der Decke der Lungenhöhle nach vorn verlaufende Lungenvene.

Von Bedeutung ist die Thatsache, dass gerade bei den primitiven Auriculiden die Vorkammer nur wenig vor der Herzkammer, vielmehr rechts von ihr und in einigen Fällen sogar etwas hinter ihr liegt.

4) An der ganzen, von den bisher citirten Organen frei gelassenen Decke der Lungenhöhle (innere Oberfläche des Mantels), also vor der Niere und vor dem Pericard breitet sich das respiratorische Gefässnetz aus.

5) Ein Osphradium ist bis jetzt bei allen Basommatophoren (mit Ausnahme der auf dem Lande lebenden Auriculiden) in der Nähe des Athemloches beobachtet worden. Unter den Stylommatophoren findet sich ein solches Sinnesorgan nur bei Testacella im hintersten Winkel und am Boden der Lungenhöhle, sowie bei den Janelliden, wo es, wie die meisten anderen Organe des pallialen Complexes, die stark veränderte Mantelhöhle verlassen hat. Für Parmacella wird angegeben, dass ein sehr gut entwickeltes Osphradium ausserhalb der Lungenhöhle, vom Athemloch auf die linke Körperseite hinüberziehend, vorkomme.

Der Boden der Lungenhöhle (Rückenintegument des Nackens) ist glatt, ohne Organe.

Von grösstem Interesse ist der kürzlich erfolgte Nachweis von Kiemen bei Pulmonaten. Bei einigen tropischen Formen aus der Familie der Limnaeiden unter den Basommatophoren (Miratesta, Isidora [Pulmobranchia], Protancylus), die mancherlei Charaktere primitiver Organisation zeigen, kommt eine wohl ausgebildete Kieme vor. Allerdings liegt diese nur bei Miratesta in der Mantelhöhle selbst, wo ihre Anheftungslinie dem Verlaufe des Enddarmes folgt. Bei den anderen Formen ist sie aus der Mantelhöhle heraus neben das Athemloch gerückt. Diese Kiemen sind nach dem Typus der Tectibranchierctenidien (Faltenkiemen) gebaut (Fig. 25 und 150). Man ist wohl vollkommen berechtigt, dieselben als wirkliche Ctenidien, homolog denjenigen der Tectibranchier und Prosobranchier, anzusehen. Nach einer anderen Ansicht, die jedoch vor Bekanntwerden der Form Miratesta mit der vollkommensten dieser Bildungen geäussert worden war, handelt es sich um neu auftretende Organe, die zum Theil dem unteren Mantellappen entsprechen, der bei vielen Basommatophoren und bei den Bulliden unter den Tectibranchiern am unteren Rande des Einganges zur Mantelhöhle vorkommt.

Eine besondere Besprechung verdient das verschiedene Verhalten des Nierenausführungsganges (Fig. 123).

1) Es öffnet sich die Vorderseite des Nierensackes auf einer einfachen Papille in die Mantelhöhle. Einige Bulimusarten, manche Basommatophoren wie Auricula, Chilina, Gadinia, Planorbisarten (Fig. 123 A).

2) Die Papille verlängert sich in einen gerade nach vorn verlaufenden Ureter (primärer Ureter). Die meisten Basommatophoren. Arten von Buliminus, Cionella, Pupa, Helix (B).

3) Der Ureter verläuft neben der Niere zurück und öffnet sich im Grunde der Lungenhöhle. Testacella, Helixformen (C).

4) Zu dem primären Harnleiter gesellt sich ein secundärer, der sich von der Wand der Lungenhöhle abschnürt und zunächst eine bald

offene, bald mehr oder weniger geschlossene Rinne bildet, in welcher die Excrete aus dem Grunde der Lungenhöhle zum Athemloch befördert werden. Arten von Bulimus und Helix (D).

5) Der geschlossene Ureter mündet allein oder mit dem After zusammen in die Lungenhöhle. Arten von Bulimus, Helix, Daudebardia, Vitrina, Hyalina, Zonites, Arion etc. (E).

6) Das Ende des secundären Ureters und das Ende des Rectums bilden zusammen eine Kloake, welche gesondert von der Lungenhöhle am Athemloch ausmündet. Limax, Amalia, Spec. von Daudebardia (F).

Der primäre Ureter ist, wo er an der Niere zurückläuft, äusserlich nicht von der Nierensubstanz zu unterscheiden, so dass es oft den Anschein hat, als ob der Harnleiter vom hinteren Ende der Niere entspringe.

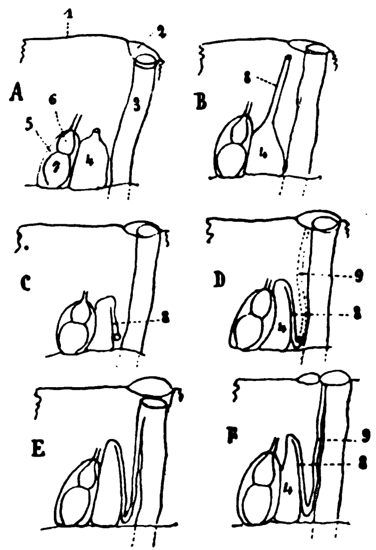



Fig. 123. **Sechs Schemata zur Demonstration der verschiedenen Ausmündung der Niere bei Pulmonata.** Die Mantelorgane so gezeichnet, als ob sie durch den von oben betrachteten Mantel hindurch sichtbar wären. *1* Freier Mantelrand, *2* Athemloch, *3* Rectum, *4* Niere, *5* Pericard, *6* Vorhof, *7* Herzkammer, *8* primärer Harnleiter, *9* secundärer Harnleiter, in *D* eine Furche. Weitere Erläuterung im Text.

Ganz besonders grosses Interesse beanspruchen die Lageveränderungen, welche die Organe des Mantelcomplexes in der Reihe der räuberischen Pulmonaten erleiden. Diese Reihe, deren Anfangspunkt wahrscheinlich in der Nähe der Hyalinen unter den Stylommatophoren zu suchen ist, geht durch die Daudebardien zu der merkwürdigen Gattung Testacella. In dieser Reihe finden wir eine fortschreitende Verkleinerung des Eingeweidesackes, eine Verlagerung desselben an das hinterste Leibesende, Vereinfachung und Verkleinerung der Schale, Zurückverlagerung der Leber und Geschlechtsorgane aus dem Eingeweidesack in den Nackentheil der Leibeshöhle, der sich streckt und nun gewissermaassen auf die ganze Länge der Rückenseite des Fusses zu liegen kommt. Bei Testacella und gewissen Daudebardien schliesslich ist der Eingeweidesack verschwunden, und an seiner Stelle liegt nur noch die von der Schale bedeckte Lungenhöhle, die sich bis in die Spitze der Schale hinauf erstreckt. Der Boden dieser Höhle und mit ihm die ganze Lungenhöhle mit Mantel und Schale sinkt in den Körper ein, so dass Testacella, welche ihre Beute, die Regenwürmer, bis in deren Röhren in die Erde verfolgt, in ihrer schlanken Gestalt vorzüglich dieser Lebensweise angepasst und auch nicht mehr durch die ziemlich flache Schale am Hinterende des Körpers, welche nicht über die umgebende Oberfläche des Körpers hervorragt, in ihren Bewegungen gehindert ist.

Mit diesen Veränderungen aber, hauptsächlich mit der Verlagerung des Eingeweidesackes an das Hinterende des Körpers, gehen wichtige Umlagerungen im pallialen Organcomplex Hand in Hand, die schliesslich zur Opisthopneumonie führen.

Es muss betont werden, dass der Mantel überall mit dem darunt liegenden Rückenintegument verwachsen ist bis auf das rechts g legene Athemloch, das mit Bezug auf die Lungenhöhle immer weit nach hinten rückt, bis es schliesslich bei Testacella fast termin liegt.

Den ersten wichtigen Schritt in der Verlagerung des pallialen Orga complexes sehen wir bei Daudebardia rufa verwirklicht. Da Pericard liegt nämlich hier, anstatt weit hinten i Grunde der Lungenhöhle, weit vorn an ihrer Decke, dass weitaus der grösste Theil des vascularisirten Lungengewebes der Decke hinter dem Pericard liegt (Fig. 124 A). Daudebardia ru ist also in Wirklichkeit schon opisthopneumon. Aber diese Opisth pneumonie hat die gegenseitige Lage von Herzkammer und Vorkamm noch nicht beeinflusst. Die Vorkammer ist nach wie vor vo der Herzkammer gelegen, so dass das abführende Lungengefä (die Lungenvene) von der Vorkammer aus nach hinten, die Aorta abe die fast ausschliesslich zu der den weitaus grössten, vor dem Eingeweid sack liegenden vorderen Körpertheil versorgenden, vorderen oder Kop arterie wird, von der Herzkammer nach vorn zu verlaufen genöthigt i

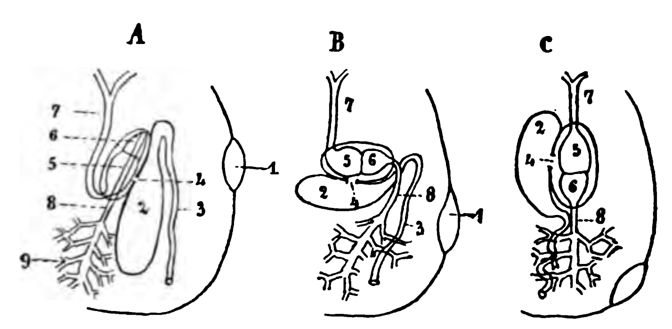



Fig. 124. **Schemata zur Demonstration der Lagerungsverhältnisse d Mantelorgane bei Daudebardia und Testacella** (unter Benutzung von Figuren v PLATE, 1891). Mantelorgane gezeichnet wie bei Fig. 123. *A* **Daudebardia rufa.** *B* Hyp thetisches Stadium. Pallialcomplex von *A* um 90° gedreht. *C* **Testacella.** *1* Athemlo *2* Niere, *3* Harnleiter, *4* Renopericardialöffnung (Nierentrichter), *5* Herzkammer, *6* Vo hof, *7* Aorta, *8* Lungenvene (abführendes Lungengefäss), *9* Lungengefässnetz.

Bei einer anderen Daudebardia, D. saulcyi, finden sich ähnlic Verhältnisse, nur bilden Niere und Herzbeutel zusammen eine Art Sac welcher von der Decke der Lungenhöhle in diese herunterhängt. I diesem Sacke liegt der Harnleiter dorsalwärts, das Pericard ventra wärts von der Niere. Der Boden der Höhle senkt sich rechts un links tief in die darunter liegende Körperpartie ein.

Man hat sich nun vorzustellen, dass an der vorn gelegenen Vo kammer die nach hinten verlaufende Lungenvene, an der hinter der Vo kammer liegenden Kammer die nach vorn verlaufende Aorta einen Zu ausüben, so dass diese Theile, welche in der geraden Flucht von Aor und Vene eine Knickung hervorrufen, in eine Flucht mit diesen Gefäss zu liegen kommen. Dann kommt die Kammer vor die Vorkammer z liegen. Die Lungenvene mündet dann hinten in die Vorkammer ei diese in die vor ihr liegende Kammer, und letztere giebt vorn die na vorn ziehende Aorta ab. Mit einem Wort, das Pericard (mit Herzkamm

und Vorkammer) hat sich um 180° gedreht. Dieser Drehung ist auch die mit dem Pericard durch die Renopericardialöffnung zusammenhängende Niere gefolgt, so dass sie jetzt nicht mehr an der rechten, sondern an der linken Seite des Pericards liegt, während die Mündung des Harnleiters an der alten Stelle verblieb. Der ganze Reno-Pericardialcomplex hat gegenüber der typischen Lage desselben bei den Pulmonaten eine vollständig inverse Stellung erlangt, wie sie für Testacella charakteristisch ist. Von Testacella ist ferner noch zu bemerken, dass der Boden der Lungenhöhle sich vorn in Form eines grossen Luftsackes in den darunter liegenden Körper einstülpt. Die Wandungen dieses Luftsackes sind nicht vascularisirt, und es dient derselbe wahrscheinlich nur als Luftreservoir. Bei vielen Testacellen hängt der Reno-Pericardialcomplex in Form eines Sackes von der Decke der Lungenhöhle in den Luftsack herunter.

---

Das in noch weit grösserem Maasse von der gewöhnlichen Lagerung abweichende Verhalten der Pallialorgane bei den ebenfalls opisthopneumonen Oncidiiden und Vaginuliden ist durch neuere Untersuchungen in den Hauptpunkten aufgeklärt worden, so dass die früher mit Bezug auf diese Verhältnisse herrschenden Discussionen zu einem gewissen Abschlusse gelangt sind.

Die Oncidiiden führen grösstentheils eine amphibische Lebensweise. Eine Schale fehlt in erwachsenem Zustande. Von der eigentlichen Rückenfläche durch einen scharfen Rand ringsum abgesetzt, findet sich zwischen jener und dem Fusse rings am Körper eine Partie, die sich durch Färbung und Structur von den übrigen Theilen unterscheidet, das Hyponotum (Fig. 71 und 125).

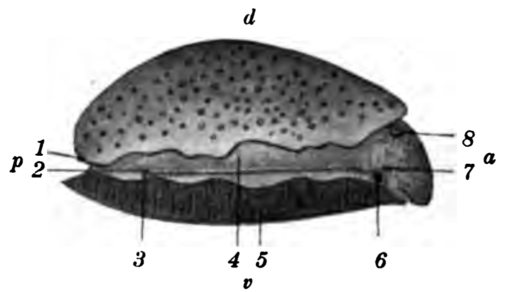



Fig. 125. **Peronina alta** (Oncidiidae), von der rechten Seite, nach PLATE, 1893. *a* Vorn, *p* hinten, *d* oben, *v* unten, *1* Athemloch, *2* Anus, *3* weibliche Geschlechtsöffnung, *4* Hyponotum, *5* Fuss, *6* Mündung der Penisdrüse, *7* männliche Geschlechtsöffnung, *8* Tentakel.

Die Mantel- oder Lungenhöhle ist an das Hinterende des Körpers verlagert; bei einem Theile der Oncidiiden liegt sie aber noch grösstentheils auf der rechten Seite, bei anderen ist sie ganz nach hinten, symmetrisch zur Mediane, gerückt. Ein enges Athemloch öffnet sich am Hyponotum bald hinten in der Medianlinie, bald etwas mehr rechts liegend. Der Verwachsungsrand der Mantelfalte mit dem übrigen Integument ist nirgends besonders abgesetzt. Das Dach der Mantelhöhle zeigt ein wohlentwickeltes, respiratorisches Gefässnetz; nur bei wenigen Species der Gattung Oncidiella (z. B. Oncidiella celtica) ist dieses letztere gänzlich reducirt. In die Lungenhöhle ragt von oben her in der Gestalt eines Bruchsackes die schlauchförmige Niere hinein und durchzieht dieselbe in der ganzen Ausdehnung. Das Lungengewebe bedeckt die der Mantelhöhle zugewandte Seite der Niere. Die Niere öffnet sich mittelst eines kurzen Ureters in den Enddarm, so dass das Ende des Rectums

zur Kloake wird. Diese mündet aber nicht in die Lungenhöhle oder in das Athemloch, sondern getrennt hinten über der Fussspitze in der Mediane des Körpers aus. Rechts grenzt die Mantelhöhle stets an das auf der rechten Körperseite liegende Pericard, in welchem sich die Herzkammer vor der Vorkammer befindet. Die Oncidiiden sind also wie Testacella typisch opisthopneumon (Fig. 126). Entsprechend der amphibischen Lebensweise tritt hier neben der Lungenathmung auch Hautathmung auf, in vielen Fällen mit Hülfe der Rückenpapillen. In der Nähe der Kloakenöffnung liegt die weibliche Geschlechtsöffnung, während sich die männliche weit vorn am Körper unter dem rechten Tentakel findet.

Viel schwieriger sind die Verhältnisse bei den Vaginuliden zu deuten. Diese Formen sind (vielleicht mit Ausnahme der ersten Embryonalstadien) vollständig schalenlos, opisthopneumone Nacktschnecken gleich wie die Oncidiiden. Die Organe des pallialen Complexes finden sich auf der rechten Körperseite, doch nicht in geräumiger Mantelhöhle eingelagert, sondern in der Körperwand liegend. Von vorn nach hinten treffen wir sie in folgender Reihenfolge (Fig. 127): zunächst das Pericard mit dem Herzen, die Vorkammer hinter der Herzkammer gelagert; dann die Niere (bei der abgebildeten Vaginula djiloloensis langgestreckt, bandförmig, sonst eher von dreieckigem Umriss); sie steht wie gewöhnlich durch den Nierentrichter mit dem Pericard in Verbindung. Auf der rechten Seite öffnet sich die Niere durch einen Porus in einen

Fig. 127.

Fig. 126.

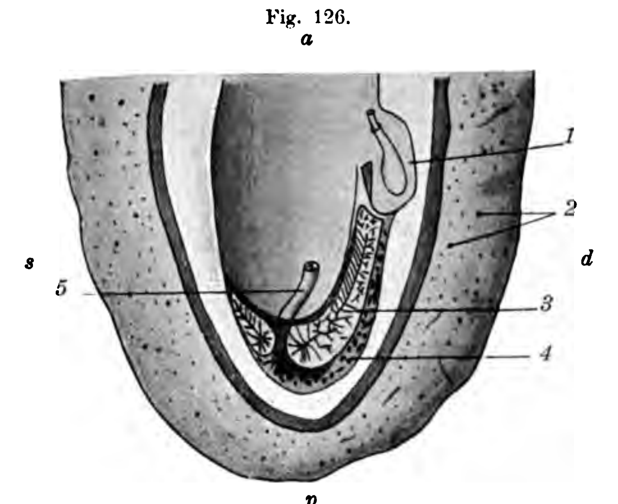



Fig. 126. **Hinterende von Oncis coriacea,** präparirt zur Demonstration der **Pallialorgane,** nach PLATE, 1893. Die mittlere Partie des Notums ist weggenommen, so dass man die Pallialorgane von oben vor sich sieht. *a* Vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links, *1* Pericard, *2* Rückenaugen, *3* Niere, *4* Lunge, *5* Rectum.

Fig. 127. **Pallialorgane von Vaginula djiloloensis,** nach P. und F. SARASIN, 1899. *1* Pericard, *2* Renopericardialkanal, *3* Niere, *4* Enddarm, *5* Athemloch, *6* Athemhöhle, *7* die drei Schenkel des Ureters.

Ureter, welcher aus 3 heberförmig gebogenen Schenkeln besteht, deren letzter in der Richtung von vorn nach hinten verläuft und dann in eine stark reducirte, enge, röhrenförmige Athemhöhle ausmündet, die nur als Fortsetzung des dritten Ureterschenkels erscheint. In die Athemhöhle mündet in ihrem distalen Theile der Enddarm ein, und sie öffnet sich durch das Athemloch am hinteren Körperende nach aussen.

Unter Berücksichtigung des über die anderen opisthopneumonen Pulmonaten Gesagten und bei der Annahme einer starken Reduction der Lungenhöhle im Falle der Vaginuliden erscheint die Topographie des Pallialcomplexes bei den letzteren nicht allzu schwer verständlich; allein die Verhältnisse sind dennoch nicht vollständig abgeklärt, indem die morphologische Deutung jenes als Ureter bezeichneten Abschnittes noch nicht sichergestellt ist. Dieser Harnleiter functionirt bei den erwachsenen Thieren auch als Lunge, indem das Lungengewebe der Athem-

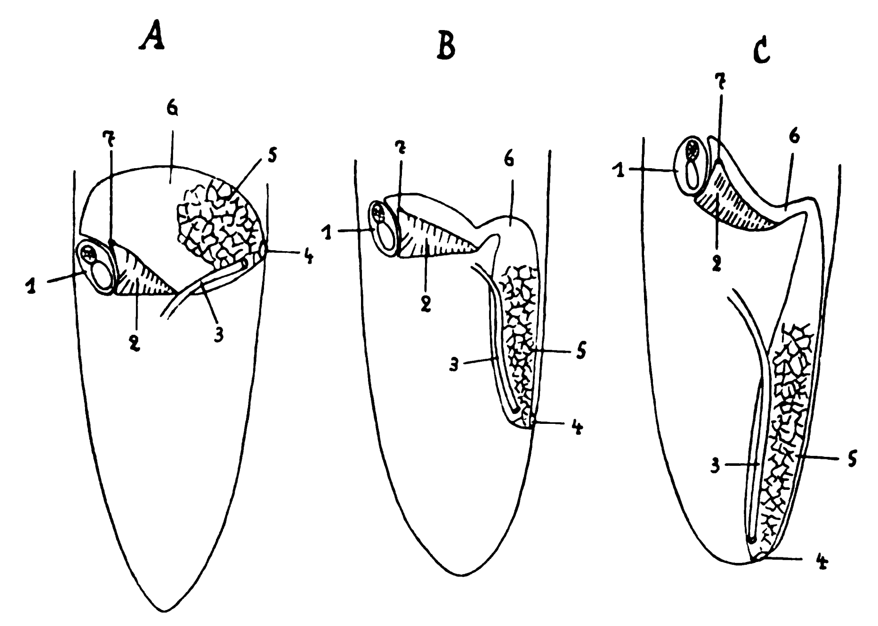



Fig. 128. **Schemata zur Erklärung der Entstehung der Topographie des Pallialcomplexes der Vaginuliden,** nach PLATE, 1897. *A* Gewöhnliche Lungenschnecke mit leicht opisthopneumoner Stellung des Herzens, *B* und *C* Uebergangsstadien zu den Vaginuliden. *1* Pericard mit Herz, *2* Niere, *3* Enddarm, *4* Athemloch, *5* Lunge, *6* Mantelhöhle, in *B* und *C* zum Ureter umgewandelte Mantelhöhle, *7* Mündung der Niere in die Mantelhöhle, resp. den Ureter (*B* und *C*). In *A* mündet die Niere durch einen einfachen Porus in die Mantelhöhle; *B* und *C* zeigen die Wanderung desjenigen Theiles der Mantelhöhle, der das Lungengefässnetz trägt, nach hinten, zugleich wird der übrige Abschnitt der Mantelhöhle schmäler und bildet sich zum Harnleiter um, der sich in drei Schenkel gliedert, in dem Maasse, als Pericard und Niere auf die rechte Körperseite rücken.

höhle, das bei ganz jungen Thieren auf diese beschränkt ist, später sich auch auf den Harnleiter ausdehnt. Es ist die Ansicht ausgesprochen worden (vergl. die Schemata Fig. 128), dass der Harnleiter der Vaginuliden sammt dem Athemhöhlenabschnitt der gesammten Lungenhöhle der übrigen Pulmonaten gleichzusetzen sei, die sich dann in einer Weise, wie die Figuren zeigen, zu dem bei den Vaginuliden bestehenden Zu-

stande umgewandelt hätte. Darnach würden wir mit Bezug auf die Ausmündung der Niere hier noch ein ganz primitives Verhalten antreffen, das in die auf p. 114 als Fall 1 geschilderte Kategorie einzureihen wäre, d. h. die Niere öffnet sich direct in die Lungenhöhle, ein Ureter ist noch gar nicht vorhanden. Der physiologisch als Harnleiter zu bezeichnende Abschnitt stellt eben einen Theil der Lungenhöhle selbst dar. Neueste Untersuchungen an Entwickelungsstadien von Vaginuliden scheinen dieser Auffassung indessen nicht günstig, indem nach diesen Beobachtungen der Ureter als ein Organ auftritt, das von der anfangs im Verhältniss zu den übrigen Theilen noch sehr geräumig erscheinenden Athemhöhle scharf zu trennen ist, das im engsten Zusammenhang mit der Niere sich entwickelt und vielleicht einem primären Ureter der übrigen Pulmonaten gleichzusetzen wäre. Sei nun die eine oder die andere Ansicht richtig, jedenfalls lassen sich die Verhältnisse der Pallialorgane der Vaginuliden von denen der anderen Lungenschnecken ungezwungen ableiten, und wir treffen auch hier eine, wenn immerhin stark reducirte, Mantelhöhle an.

Das Verhalten der Vaginuliden und der damals nur in wenigen Formen (z. B. Oncidiella celtica mit rudimentärer Mantelhöhle) bekannten Oncidiiden wurde früher zum Theil anders aufgefasst. Nach einer Ansicht handelt es sich um ursprüngliche Formen. Die Lungenhöhle trete hier zuerst als eine unbedeutende Erweiterung des Endabschnittes des primären Harnleiters auf. An dieses Verhalten würde sich dann anschliessen das oben sub 1 bezeichnete Verhalten von Bulimusarten und einigen Basommatophoren, wo die Niere direct auf einer Papille in den hinteren Grund der Lungenhöhle einmündet, die dann als der stark erweiterte primäre Harnleiter aufzufassen wäre. Dann kämen in diesem primären Harnleiter (Lungenhöhle) die successiven Stadien der Ausbildung des secundären Harnleiters, zuerst offene Rinne, dann theilweise geschlossene Rinne, dann geschlossenes Rohr, so dass zuletzt, wie z. B. bei Helix pomatia, der primäre Harnleiter vollständig in 2 Abtheilungen getheilt wäre, nämlich in die stark erweiterte Lungenhöhle und in den secundären Harnleiter. Für die Limnaeen aber z. B. würde zugegeben, dass ihre Lungenhöhle der Mantelhöhle der übrigen Gastropoden entspricht. Consequenter Weise würden die Pulmonaten in 2 Gruppen zerfallen, in die Nephropneusten (Stylommatophoren), Lungenhöhle = erweiterter primärer Harnleiter, und die Branchiopneusten (Basommatophoren), Lungenhöhle = Mantelhöhle der übrigen Gastropoden.

Diese Ansicht ist nach den neueren Untersuchungen auf keinen Fall mehr haltbar; von den Oncidiiden als Ausgangspunkt müsste man ohne weiteres abstrahiren. Die Vaginuliden sind allerdings, wenn man die Sache so auslegen will, nephropneust; allein die Verhältnisse lassen sich, wie gezeigt, in einfacher Weise von dem gewöhnlichen Verhalten der Pulmonaten ableiten; andererseits ist die einheitliche Abstammung der Pulmonaten durch zahlreiche Untersuchungen sichergestellt worden, und die Stammformen sind nicht in diesen opisthopneumonen Oncidiiden und Vaginuliden, sondern in prosobranchier- (resp. tectibranchier-)artigen Vorfahren zu suchen. Vor allem spricht auch gegen die Nephropneustentheorie die Thatsache des Vorkommens eines Osphradiums in der Lungenhöhle eines Stylommatophoren (Nephropneusten), der Gattung Testacella nämlich. Denn das Osphradium ist immer ein Organ der Mantelhöhle, ursprünglich an das Ctenidium gebunden, und nie und nimmer ein im Harnleiter liegendes Organ.

Eine ganz merkwürdige Gruppe bilden die erst kürzlich genauer untersuchten Janelliden (Athoracophoriden) unter den Pulmonaten. Die Schale tritt nur noch in ganz rudimentärer Form, als isolirte Kalkstückchen, die unter der Rückenhaut liegen, auf. Eine ausserordentlich kleine Mantelhöhle findet sich auf dem Rücken, etwas rechts von der Medianlinie gelegen (Fig. 29). Diese Mantelhöhle, die durch ein Athemloch nach aussen mündet, entbehrt jedoch der typischen Organe des Pallialcomplexes, und in ihr ist nicht ein Lungengefässnetz entwickelt, sondern die ventrale, gegen das Körperinnere zugewendete Wand hat sich in zahlreiche, stark verästelte und blind endigende Divertikel ausgestülpt, die der Respiration dienen und in ihrer Gesammtheit eine Tracheal- oder Büschellunge darstellen. Diese Athemröhren erinnern an das Tracheensystem der Insecten. Die respiratorischen Divertikel werden von einer grossen Blutlacune (Rückensinus) umgeben, in welcher nun auch die pallialen Organe eingebettet sind. Der Rückensinus communicirt direct mit dem Vorhofe des Herzens. Die Niere liegt hinter dem Pericard, mit dem sie in Verbindung steht, und setzt sich in einen langen, vielfach gewundenen Ureter fort; dieser trägt wiederum

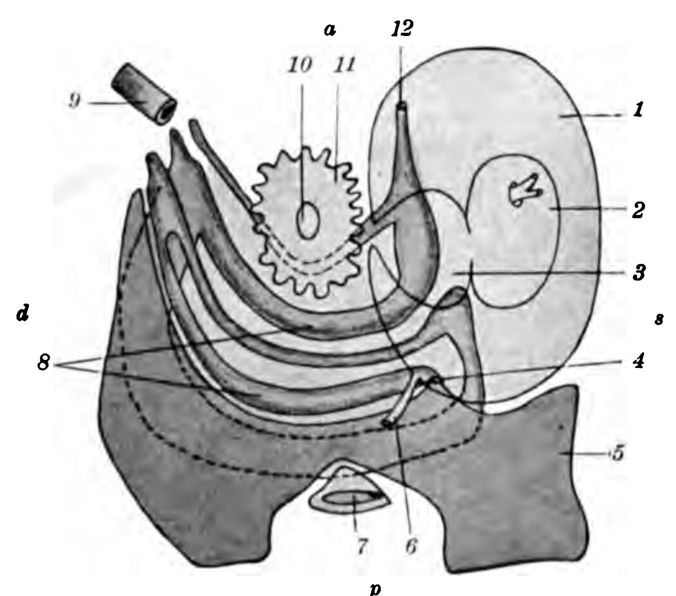



Fig. 129. **Pallialorgane von Janella schauinslandi,** von der Seite der Leibeshöhle aus gesehen, nach PLATE, 1898. *a* Vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links, *1* Pericard, *2* Herzkammer, *3* Vorhof, *4* Oeffnung der Niere in den Ureter, *5* Niere, *6* Renopericardialgang, *7* Sinnesorgan (Osphradium), *8* Ureter, *9* Rectum, *10* Athemgang der Mantelhöhle *11*, *12* äussere Nierenöffnung.

lange Blindsäcke in verschiedener Zahl. Der Ureter öffnet sich meist ausserhalb der Mantelhöhle vor dem Athemloch; bei Aneitella und Triboniophorus mündet er ins Athemloch. Der After mündet weder in die Mantelhöhle noch ins Athemloch, sondern separat rechts am Körper; bei Aneitella und Triboniophorus liegen Athemloch mit Ureteröffnung und Anus in einer gemeinsamen Furche. Hinter der Niere findet sich unter der Rückenhaut eine Blase, die auch in den Rückensinus hineinhängt

und im Innern ein Sinnesorgan birgt, das morphologisch einem O s phradium entspricht und ganz wie bei Testacella gebaut ist. Sein thatsächliche Function ist freilich völlig unbestimmt. Man hat sich vorzu stellen, dass bei den Janelliden, Hand in Hand mit der Verkleinerun der Mantelhöhle und der Ausbildung der Tracheallunge, die übrige Pallialorgane aus der Mantelhöhle hinausgedrängt werden. Die Wan der Osphradialblase dürfte noch ein abgeschnürter Teil der ursprüng lichen Mantelhöhlenwand sein (Fig. 129).

### D. Scaphopoda.

In der hinterständigen Mantelhöhle fehlt die Kieme. Der After lieg median über dem Fusse, zu seinen beiden Seiten die Nephridialöffnunge Gesonderte Geschlechtsöffnungen fehlen.

### E. Lamellibranchia.

Die allgemeine Anordnung der Körpertheile in der Mantelhöhl der Lamellibranchiaten ist schon früher geschildert worde Es sei hier nochmals auf die strenge Symmetrie des Muschelkörpers hin gewiesen. Alle ursprünglich paarigen Organe bleiben hier paarig un symmetrisch.

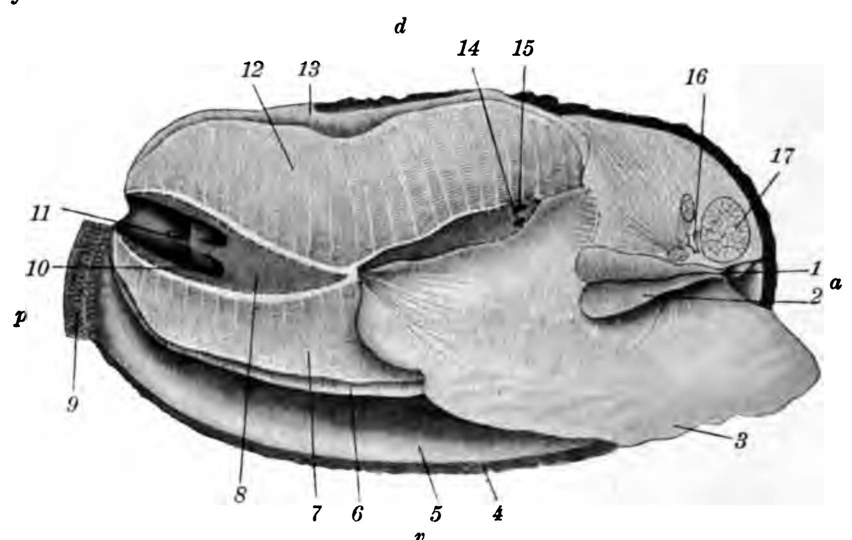



Fig. 130. **Präparat von Anodonta mutabilis zur Darstellung der Ver hältnisse der Mantelhöhle,** nach HATSCHEK und CORI, Elementarcurs der Zootomie Die rechte Schalenklappe und die rechte Mantelhälfte sind entfernt, die Kiemenblätter de rechten Seite nach oben emporgeschlagen. Die Verwachsungsstelle der aufsteigenden La mellen der inneren Kiemenblätter ist durchtrennt (gestrichelte Linien), um einen Einblic in die Kloakenhöhle und den inneren Kiemengang zu gewähren; ebenso ist die Verwach sung der aufsteigenden Lamelle des rechten inneren Kiemenblattes mit dem Fusse ein Strecke weit durchtrennt, um die Nieren- und Geschlechtsöffnung zu zeigen. *a* Vorn *p* hinten, *d* oben, *v* unten, *1* Mund, *2* Mundlappen, *3* Fuss, *4* linke Schalenklappe, *5* link Mantelhälfte, *6* äusseres Blatt der linken Kieme, *7* inneres Blatt der linken Kieme, innerer Kiemengang (basaler Gang zwischen den beiden Lamellen des inneren Kiemen blattes jederseits, in der Fussgegend paarig, hinter dem Fusse unpaar), *9* Papillen, welch die Einströmungsöffnung umstellen, *10* Mündung des äusseren Kiemenganges (des basale Ganges zwischen den beiden Lamellen des äusseren Kiemenblattes jederseits, paarig), *1* After, *12* inneres Blatt der rechten Kieme, *13* äusseres Blatt der rechten Kieme, *14* Ge schlechtsöffnung, *15* Nierenöffnung, *16* Cerebralganglion, *17* vorderer Schliessmuskel.

Bezüglich der Lage der 2 Nephridialöffnungen ist Folgendes zu bemerken. Sie liegen seitlich am Rumpfe über der Basis des Fusses oder weiter hinten, dem hinteren Schliessmuskel genähert, ferner gewöhnlich unter der Ansatzstelle der Kiemenaxe, zwischen dieser und der Verwachsungslinie der (inneren) aufsteigenden Lamelle des inneren Kiemenblattes mit dem Fusse, da nämlich, wo überhaupt eine solche Verwachsung stattfindet (Fig. 130). Bei den Septibranchiern hingegen münden die Oeffnungen in die obere Mantelkammer.

Aeussere Genitalöffnungen können fehlen, und dann werden die Geschlechtsproducte durch die Nephridialöffnungen entleert (primitives Verhalten). Wo sie vorhanden sind, finden sie sich bei den getrenntgeschlechtlichen Muscheln immer in der Zweizahl, sie liegen dann jederseits dicht vor den Nephridialöffnungen, bisweilen im Grunde einer gemeinsamen Grube oder Furche, seltener weiter von ihnen entfernt. Besondere Begattungsapparate fehlen.

Bei den hermaphroditischen Muscheln können folgende Fälle eintreten:

1) Beiderlei Geschlechtsproducte werden jederseits durch eine einzige gemeinsame Oeffnung entleert (Ostrea, Pecten, Cyclas, Pisidium etc.).

2) Samenleiter und Eileiter verbinden sich vor ihrer Ausmündung zu einem kurzen, gemeinsamen Endstück (Poromya unter den Septibranchia).

3) Es existiren jederseits 2 getrennte Oeffnungen, eine männliche, innerhalb des Cerebrovisceralconnectivs gelegene und eine weibliche, ausserhalb dieses Connectivs gelegene (Anatinacea). Die Lage der weiblichen Oeffnung ist in diesem Falle die gleiche wie diejenige der Geschlechtsöffnung aller anderen Lamellibranchier.

Das Osphradium der Muscheln ist paarig und liegt immer in der Nähe des hinteren Schliessmuskels über dem Visceralganglion der betreffenden Seite, an der Insertionsstelle der Kiemenaxe am Rumpfe.

Paarige Sinnesorgane liegen bei vielen Muscheln zu beiden Seiten des Afters (abdominale Sinnesorgane) oder rechts und links am Mantel an der inneren Oeffnung der Siphonen (palliale Sinnesorgane) der Siphoniaten.

Hypobranchialdrüsen sind bei den Protobranchia (Nuculiden und Solemyiden) beschrieben worden als ansehnlich entwickelte, dem Mantel angehörige Drüsen im hinteren Körpertheile jederseits über der Kiemenbasis, rechts und links vom Pericard vor dem hinteren Schalenmuskel. Neuerdings wird aber die Deutung dieser Organe als Hypobranchialdrüsen sehr angefochten, weil sich ähnliche drüsige oder drüsigsensorielle Bildungen gerade bei den Protobranchiern auch an manchen anderen Stellen der Mantelhöhle finden und weil sie an dem oben genauer bezeichneten Orte bei den meisten Protobranchiern fehlen.

Unter den Mantelorganen der Muscheln sind noch zu erwähnen die Mundlappen oder Mundsegel; es sind jederseits neben dem Munde, zwischen diesem und dem Vorderende der Kiemenbasis, 2 blattförmige Anhänge, die noch besonders besprochen werden sollen.

### F. Cephalopoda.

Bei den Cephalopoden hat sich die ursprüngliche Symmetrie des pallialen Organcomplexes im Allgemeinen erhalten.

Schneiden wir den Mantel von Nautilus (Fig. 131, 132), der die hinten am Eingeweidesack liegende Mantelhöhle bedeckt, auf und legen wir ihn allseitig zurück, so sehen wir in der geöffneten Mantelhöhle folgenden Complex:

1) Jederseits 2 Kiemen, ein oberes und ein unteres Paar.

2) In der Mitte, zwischen der Basis der 4 Kiemen, auf dem Eingeweidesack, der After.

3) Jederseits vor der Basis einer jeden Kieme eine Nephridialöffnung, also im Ganzen 4.

4) Dicht neben den 2 oberen Nephridialöffnungen liegen die 2 sogenannten Viscero-Pericardialöffnungen.

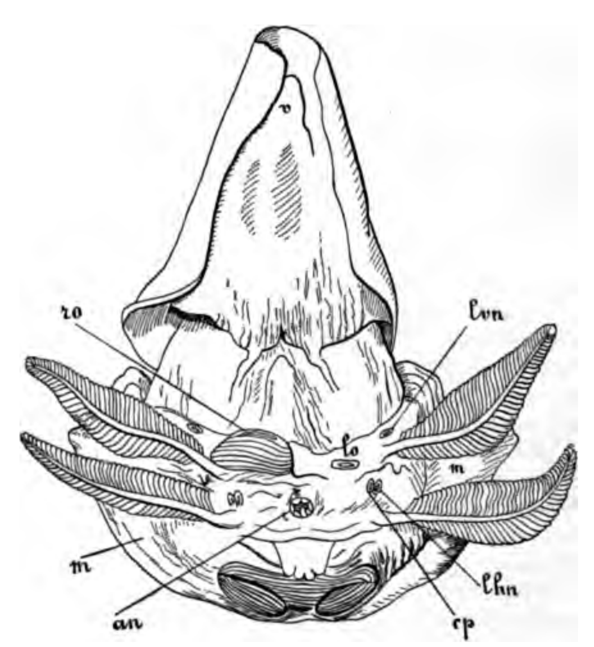



Fig. 131. **Pallialcomplex und Trichter von Nautilus pompilius** ♀, nach BOURNE und LANKESTER, Q. J. M. Sc. 1883. *v* Klappe des Trichters, *ro* rechte Geschlechtsöffnung, *m* die zurückgeklappte Mantelfalte mit der Nidamentaldrüse, *an* After, *cp* linke Oeffnung der secundären Leibeshöhle, *lhn* linke obere Nephridialöffnung, *lo* Oeffnung des linken rudimentären Eileiters, *lvn* linke untere Nephridialöffnung. Die vier Ctenidien sind nicht bezeichnet.

5) Zwischen der Basis der unteren Kiemen in jedem Geschlecht 2 Genitalöffnungen, von denen aber nur die der rechten Seite functionirt. Beim Männchen setzt sich die Oeffnung in einen röhrenförmigen Penis fort.

6) Ueber der Basis der unteren Kieme jederseits auf einer Papille ein Osphradium. Ueber dem After liegt eine mediane, grössere Papille, deren Bedeutung bis vor kurzem unbekannt war. Es ist der Nachweis gelungen, dass diese Papille die beiden verschmolzenen Osphradien des oberen Kiemenpaares darstellt. Nautilus besitzt also im Ganzen 4 Osphradien.

7) Im Mantel dorsalwärts die Nidamentaldrüse [1]).

Vergleichen wir damit den pallialen Complex eines dibranchiaten Cephalopoden, etwa von Sepia (Fig. 134), so zeigen sich folgende Verhältnisse:

1) Jederseits eine Kieme.

2) In der Medianlinie auf dem Eingeweidesack steigt mit dem Rectum der Ausführungsgang des Tintenbeutels herunter, um mit

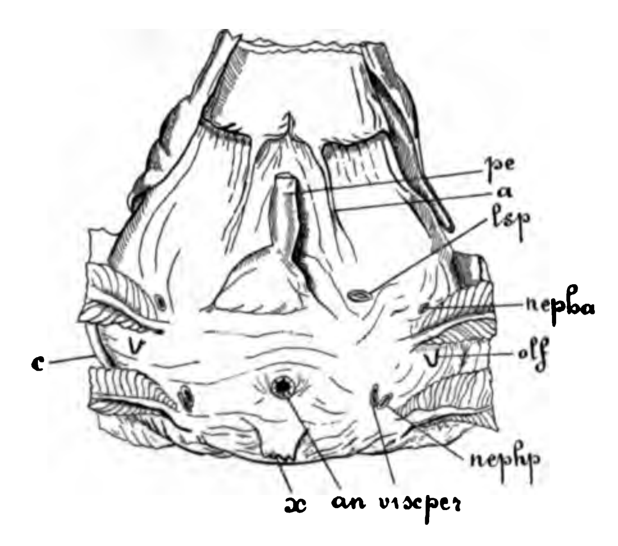



Fig. 132. **Pallialcomplex von Nautilus pompilius** ♂, nach BOURNE und LANKESTER. *pe* Penis, *a* Muskelband des Trichters, *lsp* Oeffnung des linken rudimentären Samenleiters, *nepha*, *nephp* untere und obere Nephridialöffnung der linken Seite, *olf* linkes unteres Osphradium, *viscper* linke Oeffnung der secundären Leibeshöhle, *an* After, *x* supraanale Papille (oberes Paar Osphradien), *c* Mantel, abgeschnitten.

---

1) Während man bisher allgemein annahm oder doch stillschweigend voraussetzte, dass die Theile des Mantelcomplexes bei Nautilus gleich wie bei den dibranchiaten Cephalopoden auf der Hinterseite des Eingeweidesackes liegen, wird in jüngster Zeit von einer Seite behauptet, dass diese Organe und Oeffnungen sich thatsächlich gegenüber auf der Innenseite der nach hinten herunterhängenden Mantelfalte finden. Wir hätten also eine Anordnung des Pallialcomplexes wie bei vielen Schnecken, wo die Mantelorgane an der Decke der Mantelhöhle liegen. Die schematischen Figuren 133 und 61 illustriren das Gesagte. Bei den in zwei Paaren auftretenden Mantelorganen wäre nach dieser Angabe das bisher als „unteres" bezeichnete Paar demnach thatsächlich das obere; doch ändert dies an der Auffassung der relativen Lagebeziehungen der Organe nichts. Man denke sich einfach den Mantelcomplex, wie er in Fig. 61 dargestellt ist, über den Grund der hinterständigen Mantelhöhle weg, also in der Richtung der Spitze des Eingeweidesackes in die nach hinten herunterhängende Mantelfalte hineinverschoben.

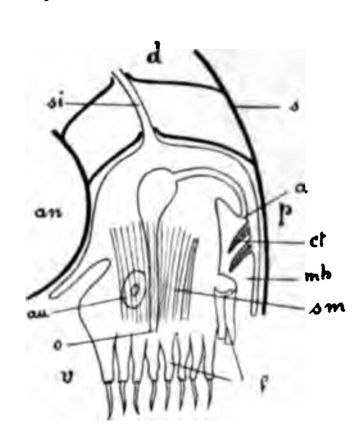



Fig. 133. **Schema von Nautilus**, nach GRIFFIN, 1897. Man vergleiche Fig. 61. Die Schale ist nur theilweise eingezeichnet. *an* Vorn, *p* hinten, *d* oben, *v* unten. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 61.

gemeinsamer Oeffnung auf der Spitze einer Papille an der Basis des Trichters auszumünden.

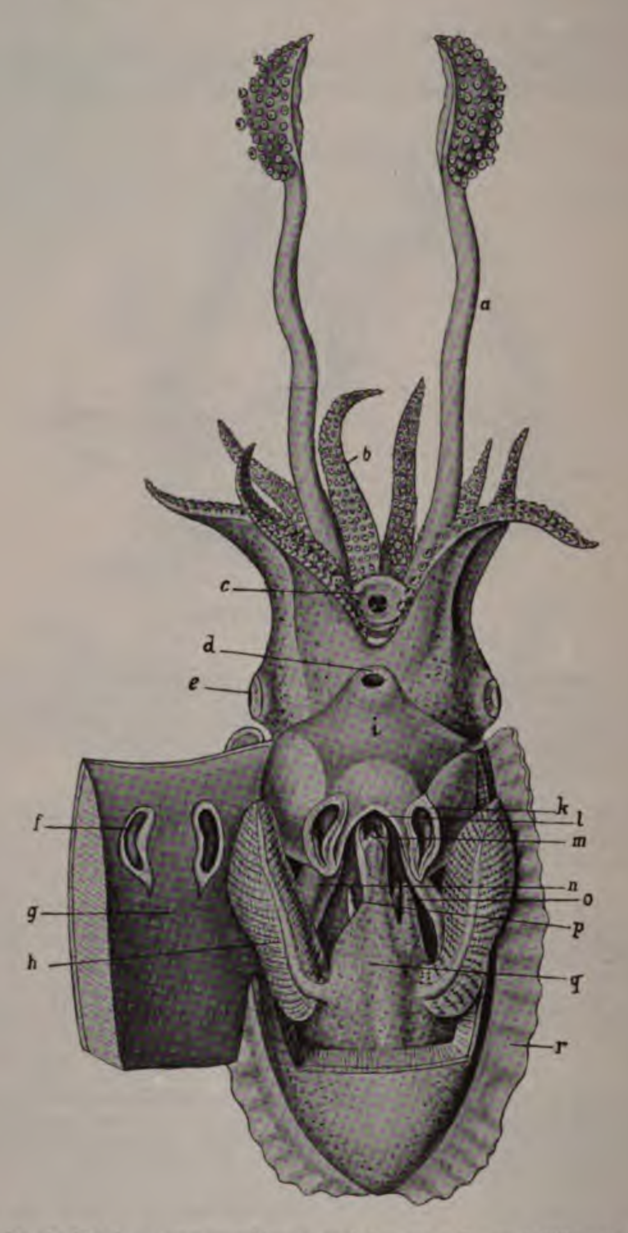



Fig. 134. **Sepia Savignyana,** von hinten, nach SAVIGNY, Descr. de l'Egypte. Der Mantel zum grössten Theil aufgeschnitten und auf die rechte Seite (links in der Figur) zurückgeklappt. *a* Fangtentakel, *b* Mundarme, *c* Mund mit Kiefern, *d* untere Trichteröffnung, *e* Auge, *f* Mantelschliessknorpel am Mantel *g*, *h* rechtes Ctenidium, *i* Trichter, *k* Mantelschliessknorpel am Eingeweidesack, *l* obere Trichteröffnung, *m* After, *n* Depressor infundibuli, *o* Penis, *p* rechte Nephridialöffnung, *q* hinteres Integument des Eingeweidesackes, *r* Flosse.

3) Jederseits neben dem Enddarm, über dem After, auf der Spitze einer Papille, die Nephridialöffnung.

4) Von den 2 paarigen Genitalöffnungen hat sich bei Sepia und vielen anderen Cephalopoden nur die linke erhalten, welche links neben der linken Nephridialöffnung auf der Spitze einer grossen Papille (Penis) liegt. Bei dem Weibchen der Octopoden sind die Geschlechtsöffnungen paarig und symmetrisch und liegen rechts und links vom Enddarm.

5) Die 2 Nidamentaldrüsen (bei Decapoden) liegen im Eingeweidesack symmetrisch zur Mittellinie, sie münden oberhalb der Nephridialöffnungen in die Mantelhöhle.

## VI. Die Respirationsorgane.

### A. Die ächten Kiemen oder Ctenidien.

Das wichtigste Organ der Mantelhöhle der Mollusken ist die Kieme, denn zum Schutze der Kieme hat sich der Mantel und mit ihm die Mantelhöhle gebildet. Die in der Mantelhöhle gelegene Kieme ist durch alle Abtheilungen hindurch ein homologes Organ, das von der Kieme einer gemeinsamen Stammform abgeleitet werden kann. Da diese Kieme gewissen Mollusken (z. B. vielen Opisthobranchiern) fehlt, dagegen functionell durch neu auftretende Organe ersetzt wird, die aber morphologisch nichts mit ihr zu thun haben, so war es zweckmässig, die ursprünglich allen Mollusken zukommende Kieme mit einem besonderen Namen, dem des Ctenidiums zu bezeichnen. Diesem Namen entspricht also ein ganz bestimmter morphologischer Begriff.

Die Ctenidien der Mollusken sind ursprünglich paarige, symmetrisch angeordnete, zweizeilig gefiederte (federförmige), bewimperte Fortsätze der Leibeswand, welche vom Rumpfe in die Mantelhöhle vorragen. In die Kiemen führen zuführende Gefässe (Kiemenarterien) venöses Blut, und aus ihnen leiten abführende Gefässe (Kiemenvenen) das bei der Athmung arteriell gewordene Blut wieder in den Körper, zunächst zum Herzen. An der Basis eines jeden Ctenidiums oder in der Nähe derselben liegt immer ein als Geruchsorgan gedeutetes Sinnesorgan, das sogenannte Osphradium (SPENGEL's Organ).

Paarig, symmetrisch angeordnet, zweizeilig gefiedert treffen wir die Ctenidien zunächst bei derjenigen Gruppe, welche von allen bekannten Mollusken wohl zweifellos am meisten ursprüngliche Charaktere beibehalten hat, nämlich bei den Chitoniden unter den Amphineuren, und ferner bei allen übrigen Mollusken, welche die ursprüngliche bilaterale Symmetrie des Körpers beibehalten haben, den Lamellibranchiern, Cephalopoden und — was von grosser Wichtigkeit ist — auch bei den ursprünglichen Gastropodenformen, den Zygobranchiern. Nur ist hier, worauf später ausführlich zurückzukommen sein wird, die linke Kieme die ursprünglich rechte und die rechte die ursprünglich linke.

Was die Zahl der ursprünglich vorhandenen Ctenidien anbetrifft, so kann man der Ansicht huldigen, dass ursprünglich jederseits mehrere

vorhanden gewesen seien. Dafür spricht das Verhalten von Chiton, wo jederseits in der Kiemenfurche (Mantelhöhle) zahlreiche Ctenidien in einer Längsreihe hintereinander liegen, und das Verhalten derjenigen Cephalopodenform, die wohl mit Recht als die ursprünglichste aller lebenden Cephalopoden gilt, von Nautilus nämlich, wo 4 Kiemen vorhanden sind (Tetrabranchiaten). Aus später zu erörternden Gründen ist aber die Ansicht mindestens ebenso berechtigt, dass die Mollusken ursprünglich nur ein Ctenidienpaar besessen haben.

Bei allen übrigen Mollusken mit paarigen Ctenidien sind dieselben in der That — auch bei den Lamellibranchiaten — stets nur in einem Paar vorhanden, das hinten am Körper liegt. Auch für die Stammformen der Prosobranchier ist die Lage der Kiemen in einer hinten am Körper gelegenen Mantelhöhle anzunehmen, die sich dann mit den Kiemen nach vorn verlagert hat, wo wir sie schon bei den noch mit zwei Kiemen ausgestatteten Zygobranchiern antreffen.

Bei der grossen Mehrzahl der Prosobranchier zeigt sich die Asymmetrie des Körpers auch an den Kiemen, indem sich von den beiden Kiemen der Fissurelliden und Haliotiden nur die linke erhält, die rechte aber völlig verschwindet. Bei denjenigen Formen, die sich noch am meisten an die Fissurelliden und Haliotiden anschliessen, den einkiemigen Diotocardiern (Turbiniden, Trochiden etc.), ist die Kieme noch zweizeilig gefiedert, bei allen Monotocardiern (excl. Valvata) aber nur einzeilig.

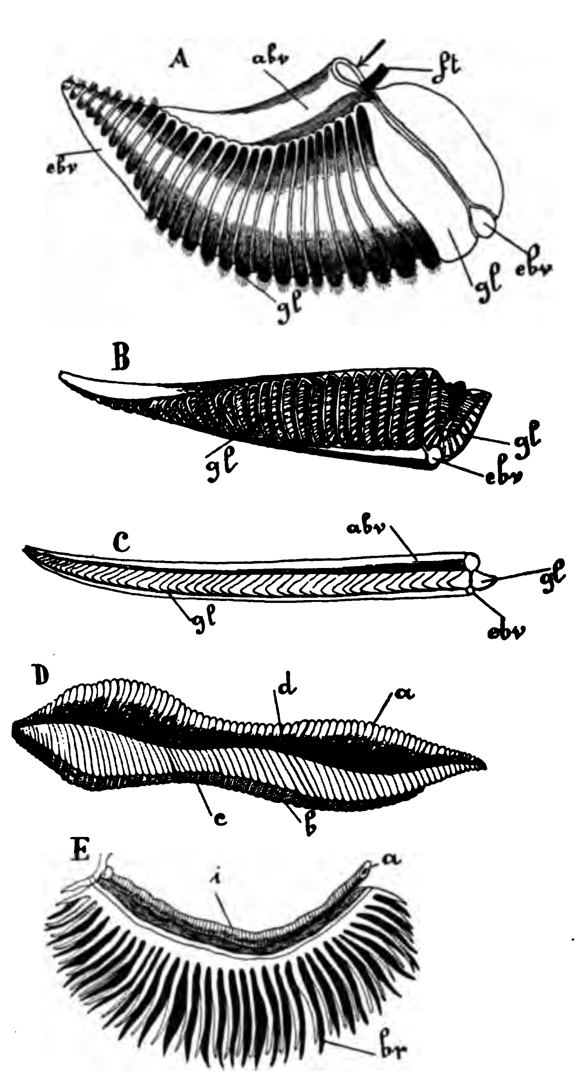



Fig. 135. **Ctenidien verschiedener Mollusken,** nach RAY-LANKESTER, Encycl. brit. *A* **Chiton.** *B* **Sepia.** *C* **Fissurella.** *D* **Nucula.** *E* **Paludina.** *ft* Kiemenlängsmuskel, *abv* zuführendes Kiemengefäss, *ebv* abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), *gl* paarige Lamellen (Blättchen) der zweizeilig gefiederten Kieme; in *D*: *d* Lage der Axe, *a* innere, *b* und *c* äussere Reihe von Kiemenlamellen; in *E* bedeutet: *i* Enddarm, *br* Kiemenfäden, *a* Anus.

Bei einem Theile der Opisthobranchier, den Tectibranchiern, erhält sich noch ein Ctenidium, das auf der rechten Seite des Körpers liegt und demjenigen der einkiemigen Prosobranchier, oder also dem linken der Zygobranchier, d. h. dem ursprünglich rechten entspricht. Die übrigen sind mit der Mantelhöhle auch der ächten Ctenidien verlustig gegangen, die dann durch analoge (nicht homologe) Athmungswerkzeuge (adaptive Kiemen) ersetzt sein können.

Bei den Pulmonaten sind die Ctenidien im Allgemeinen in Folge der Anpassung an die Luftathmung verloren gegangen; doch sind einige Formen vor kurzem bekannt geworden, welche noch eine Kieme besitzen, die wohl mit Recht als ein ächtes Ctenidium, das dem der Tectibranchier entspricht, angesehen wird.

Das Blut, das in den Ctenidien arteriell geworden ist, gelangt bei den Mollusken durch die Vorkammern in das Herz, von wo aus es durch die Arterien im Körper vertheilt wird. Es ist deshalb verständlich, dass gewisse, wichtige Beziehungen zwischen Kiemen und Vorhöfen des Herzens vorhanden sind. Diese Beziehungen lassen sich kurz so resumiren: paarige Kiemen — paarige Vorkammern; unpaare einzige Kieme — unpaare einzige Vorkammer, an derjenigen Seite, auf welcher die Kieme sich erhält. Wo die Kiemen paarig sind, sind sie fast immer nur in einem Paar vorhanden, und es findet sich dann eine rechte und eine linke Vorkammer des Herzens. Nautilus hat vier Kiemen und dementsprechend zwei rechte und zwei linke Vorkammern am Herzen. — Hingegen haben die Chitoniden trotz ihrer zahlreichen Kiemenpaare nur eine rechte und eine linke Vorkammer.

Die Scaphopoden besitzen weder ächte Ctenidien, noch andere localisirte Kiemen. Die Athmung mag an den verschiedenen, mit dem Wasser in Contact kommenden, weichhäutigen Oberflächen des Körpers (Innenfläche des Mantels, Tentakel etc.), vielleicht auch im Enddarme stattfinden.

## A. Amphineura.

Die Ctenidien der Amphineuren. Ich will zunächst den Bau eines einzelnen Chitonctenidiums (Fig. 136 und 137) beschreiben, das als Typus einer zweizeilig gefiederten Molluskenkieme dienen mag. Das federförmige Ctenidium erhebt sich frei auf dem Grunde der Kiemenfurche (Mantelhöhle). Man unterscheidet an ihm eine Axe, die nicht als solide Scheidewand auftritt, sondern als Spaltraum, der sich in die Lumina der einzelnen Kiemenblättchen öffnet (Fig. 137 *C*). Auf jeder Breitseite der Axe erheben sich von der Basis bis zur Spitze derselben in einer Reihe zahlreiche, fast wie die Blätter eines Buches dicht gedrängt stehende, zarte, sehr flache, im Umriss rundliche Kiemenblättchen, deren Binnenraum also mit dem axialen Spaltraum communicirt. In dem Hohlraum der Blättchen wie der Axe spannen sich zahlreiche kleine Strebepfeiler aus. Das Epithel ist an der ganzen Oberfläche der Kieme bewimpert. Die Wimpern sind auf dem Epithel der Axe, sowie an einzelnen Stellen der Kiemenblättchen auffallend lang. Ein solches Ctenidium ist am Körper derart angeheftet, dass die Breitseite der Axe der Kieme schräg zur Längsaxe des Thieres steht, indem die nach aussen, d. h. dem Mantel zugekehrte Kante der Kiemenaxe gegenüber der nach innen, d. h. dem Fusse zugekehrten Kante nach vorn verschoben erscheint (vergl. Fig. 298). In der dem Fusse zugekehrten Seite der Axe verläuft von der Basis bis

an die Spitze ein Blutgefäss, welches der Kieme venöses Blut zuführt: zuführendes Kiemengefäss (Kiemenarterie). Auf der entgegengesetzten, dem Mantel zugekehrten Seite der Axe verläuft ein Gefäss, ab-

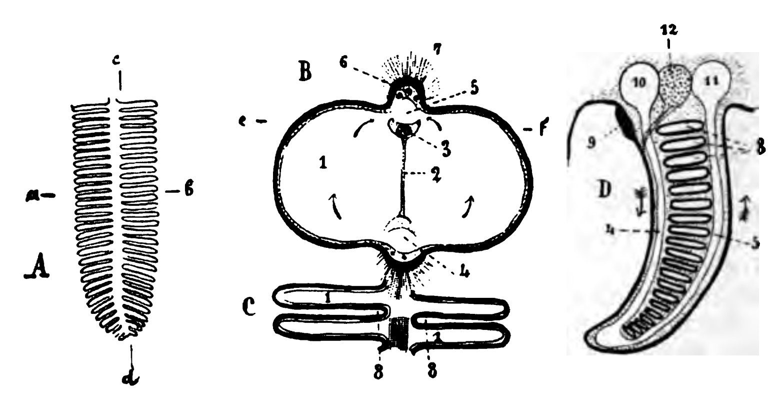



Fig. 136. **Bau eines Chitonctenidiums**, nach B. HALLER, 1883. *A* Einzelkieme mit den zweizeilig angeordneten Kiemenblättchen. *B* Querschnitt der Kieme in der Richtung *a—b* in Fig. *A*. *1* Schmaler Blutraum in den Kiemenblättchen, *2* Scheidewand in der Axe, *3* Längsmuskel, *4* zuführendes Kiemengefäss, *5* abführendes Kiemengefäss, *6* Nerven, *7* lange Cilien auf der Kiemenaxe. *C* 2 Paar Kiemenblättchen, senkrecht auf ihre Fläche in der Richtung *e—f* der Fig. *B* durchschnitten, horizontal, mit Bezug auf die Einzelkieme, *1* wie in Fig. *B*, *8* Zwischenraum zwischen zwei aufeinander folgenden Kiemenblättchen. *D* Längsschnitt durch die Kieme, etwas seitlich von der Axe, parallel zu ihrer Scheidewand, in der Richtung *c—d* der Fig. *A*. Der Schnitt ist ein Theilstück eines Querschnittes durch den Körper. Bezeichnungen wie in Fig. *B* und *C*, ausserdem: *9* Riechwulst des Kiemenepithels, *10* allgemeines zuführendes, *11* allgemeines abführendes Kiemengefäss, *12* Pleurovisceralstrang des Nervensystems. Das Kiemenepithel ist überall durch eine dicke schwarze Contourlinie angedeutet.

führendes Kiemengefäss (Kiemenvene), von der Spitze bis an die Basis der Kieme, welches das in der Kieme bei der Athmung arteriell gewordene Blut der allgemeinen Kiemenvene und durch diese der Vor-

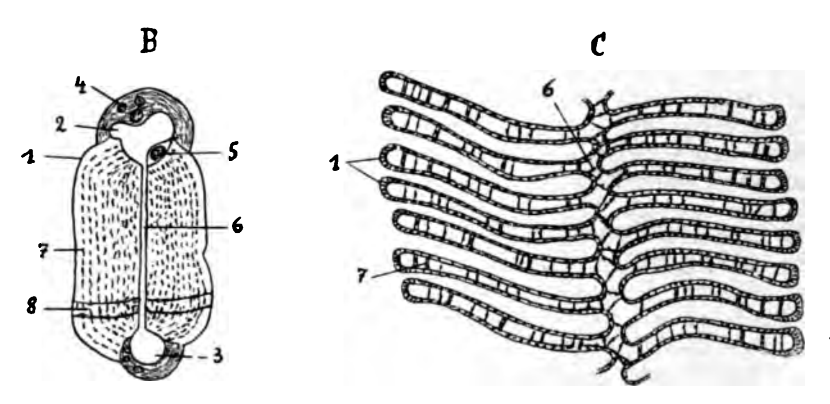



Fig. 137. **Zwei Schnitte durch Chitonkiemen**, nach PLATE, Anat. Chit. 1897. Beide Abbildungen geben die Verhältnisse genauer wieder als die entsprechenden in Fig. 136. Die Schnittrichtung bei *B* entspricht derjenigen in Fig. 136 *B*, die bei *C* derjenigen von Fig. 136 *C*. *1* Kiemenblättchen, *2* zuführendes Kiemengefäss, *3* abführendes Kiemengefäss, *4* Nerven, *5* Längsmuskel, *6* medianer Spaltraum (Axe der Kieme), *7* Pfeiler von zartem Gewebe in den Kiemenblättchen und im medianen Spaltraum, *8* Wimperstreifen.

kammer des Herzens zuführt. Diese Gefässe besitzen keine besondere Endothelwand, sie sind von einer Bindegewebsschicht umgeben. Das zuführende Kiemengefäss wird von einem starken Längsmuskel begleitet. An der Basis eines jeden Kiemenblättchens strömt das Blut aus dem zuführenden Kiemengefäss in den schmalen Hohlraum dieses Blättchens, um an der gegenüberliegenden Seite der Axe in das abführende Kiemengefäss einzutreten. Von dem in unmittelbarer Nähe der Kiemenbasis verlaufenden Pleurovisceralstrang treten Nerven in das Ctenidium ein.

Die Zahl der Kiemen in jeder Kiemenreihe ist bei den verschiedenen Chitonarten eine sehr wechselnde, sie ist aber auch bei derselben Art nach Alter und Individuen nicht ganz constant; zudem stimmt häufig die Anzahl auf beiden Körperseiten (rechts und links) nicht vollständig überein. Es kommen je nach den Arten 6 bis 80 Kiemen vor. Die Kiemenreihe erstreckt sich entweder jederseits in der ganzen Länge der Kiemenfurche: holobranchiale Arten, oder sie beschränkt sich auf die hintere Hälfte derselben: merobranchiale Arten. Die Kiemen nehmen in jeder Reihe von einer Stelle aus, die in der Nähe der Nieren-

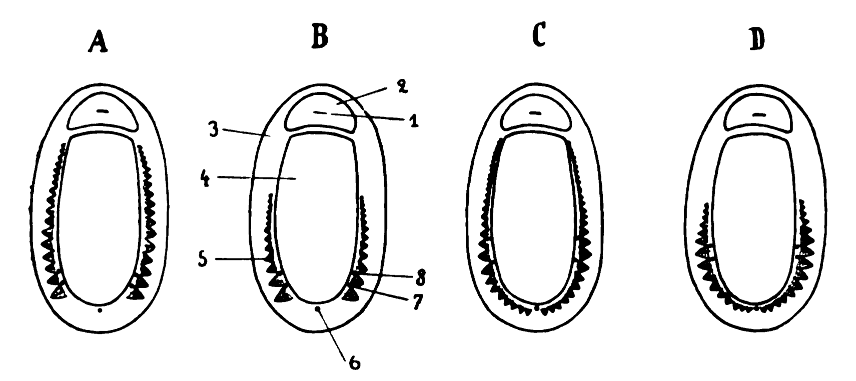



Fig. 138. **Schematische Darstellung der Kiemenverhältnisse bei den Chitoniden,** nach PELSENEER, branch. Chit. 1897. *A* Holobranchialer abanaler Typus, *B* merobranchialer abanaler Typus, *C* holobranchialer adanaler Typus, *D* merobranchialer adanaler Typus. *1* Mund, *2* Schnauze, *3* Mantel, *4* Fuss, *5* Ctenidien, *6* After, *7* Nephridialöffnung, *8* Geschlechtsöffnung.

öffnung liegt, an Grösse ab; in der Nähe dieser Oeffnung finden sich also eine oder mehrere Maximalkiemen. Sowohl bei holo-, wie bei merobranchialen Arten kann jede Kiemenreihe mit den Maximalkiemen, d. h. in einiger Entfernung vom After abschliessen: abanaler Typus, oder aber von den Maximalkiemen weg finden sich noch, wieder mit abnehmender Grösse, bis in die Nähe des Afters weitere Kiemen: adanaler Typus (Fig. 138).

Was die Solenogastres (Proneomenia, Neomenia, Chaetoderma) anbetrifft, so ist daran zu erinnern, dass die Mantelhöhle bei diesen Formen ausserordentlich reducirt ist, nämlich auf die Rinne jederseits neben dem rudimentären Fuss, die sich meistens hinten in die Kloakenhöhle öffnet oder besser zur Kloakenhöhle erweitert. Die Kloake ist also der hintere Theil der Mantelhöhle. Bei Chaetoderma (Fig. 139 und 140) ist der Fuss verschwunden und die Mantelhöhle auf die Kloake reducirt, in welcher rechts und links vom After eine zweizeilig gefiederte Kieme liegt. Man kann diese Kiemen als Reste der Kiemenreihen von Chitonen auffassen, die sich bei der Reduction der Mantelhöhle erhalten haben.

Bei den Neomeniiden sind in einigen Fällen noch Kiemen vorhanden (Neomenia, Paramenia), die aber in ihrem Bau wesentlich von denen bei Chaetoderma abweichen und aus einer Anzahl in der Kloake sich in einem Kranze erhebender Hautfalten (fingerförmige Papillen) bestehen (Fig. 141).

Ueber die Beziehungen der Chitonidenkiemen zu vielleicht als Osphradien zu deutenden Epithelstrecken siehe den Abschnitt über die Osphradien.

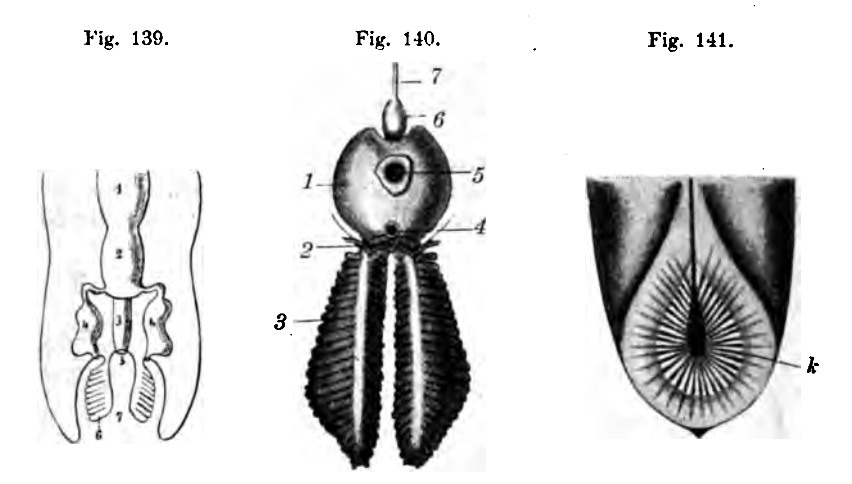



Fig. 139. **Hinteres Leibesende von Chaetoderma,** schematisch, nach HUBRECHT, 1882. *1* Gonade, *2* Pericard, *3* Rectum, *4* Nephridium, *5* After, *6* Ctenidium, *7* Kloake.

Fig. 140. **Herz und Kiemen von Chaetoderma nitidulum,** von oben gesehen, nach WIRÉN, 1892. *1* Herz, *2* abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), *3* Kieme, *4* hinteres Rückengefäss, *5* dorsale Oeffnung im Herzen, durch welche die Kiemenretractoren hindurchtreten, *6* vordere Anschwellung des Herzens, als rudimentäre Herzkammer aufgefasst, *7* vorderes Rückengefäss.

Fig. 141. **Hinterende von Neomenia carinata,** von hinten und unten gesehen, nach WIRÉN, 1893. Man sieht in die Kloake hinein, in der sich als Falten der Wand, im Kranze angeordnet, die Kiemen *k* erheben.

## B. Gastropoda.

Der Urform stehen am nächsten die Fissurelliden und Pleurotomariiden (Fig. 112 und 142 *A* u. *B*) unter den Prosobranchiern. In die vorderständige Mantelhöhle ragen von hinten und oben zwei symmetrisch zur Mittellinie, rechts und links vom After gestellte, zweizeilig gefiederte, langgestreckt-federförmige Kiemen vor, deren Axe höchstens in ihrem hinteren Theile mit dem Boden der Athemhöhle durch ein Band verbunden ist, während der vordere, zugespitzte Theil jeder Kieme frei vorsteht. Bei der Gattung Cemoria sind die Kiemen in bedeutend geringerem Maasse mit dem Boden der Kiemenhöhle verwachsen als bei Fissurella. Andererseits kann es bei den Fissurelliden auch zu einer Verwachsung der einen, das zuführende Kiemengefäss enthaltenden Kante der Kiemenaxe mit der an der Decke der Mantelhöhle gelegenen Hypobranchialdrüse kommen (Emarginula).

Die Duplicität der Kiemen der Fissurelliden (und verwandten Formen) und ihre Symmetrie ist von grosser Bedeutung. Es liegt darin ein sehr

ursprünglicher Charakter, der uns erlaubt, die Kiemen mit denen niederer Lamellibranchier, der Protobranchier und mit denen der Cephalopoden zu vergleichen. Nur muss hier wieder betont werden, dass man mit gutem Recht annimmt, dass die linke Kieme von Fissurella der rechten der Lamellibranchier und Cephalopoden, und die rechte der linken dieser ursprünglich symmetrischen Mollusken entspricht. Das wird plausibel, wenn man sich vorstellt, dass die Mantelhöhle mit den Mantelorganen ursprünglich hinten am Körper lag und sich erst secundär der rechten Körperseite entlang nach vorn verschob.

An die Fissurelliden schliessen sich die Haliotiden an. Bei diesen ist die geräumige Mantelhöhle durch die starke Entwickelung des Columellarmuskels auf die linke Seite gedrängt. Von den 2 zweizeilig gefiederten Kiemen ist die rechte etwas kleiner als die linke. Die Axe

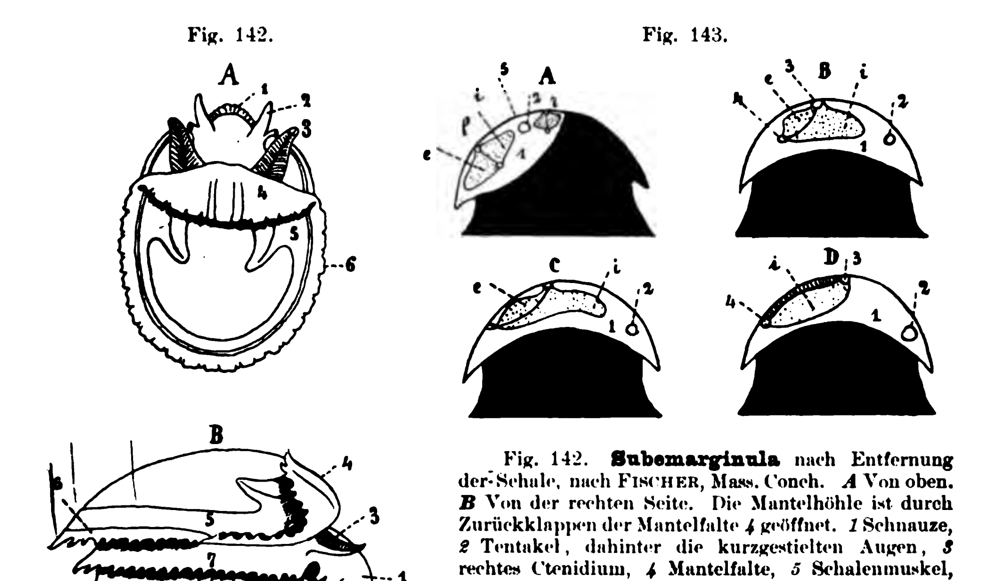



Fig. 142. **Subemarginula** nach Entfernung der Schale, nach FISCHER, Mass. Conch. *A* Von oben. *B* Von der rechten Seite. Die Mantelhöhle ist durch Zurückklappen der Mantelfalte *4* geöffnet. *1* Schnauze, *2* Tentakel, dahinter die kurzgestielten Augen, *3* rechtes Ctenidium, *4* Mantelfalte, *5* Schalenmuskel, *6* Mantelsaum rings um den Körper, *7* Epipodium, *8* Fuss.

Fig. 143. **Allgemeine Morphologie der Prosobranchierkieme.** Schematische Querschnitte in der Gegend der Mantelhöhle, von hinten. *A* **Haliotis.** *B* **Trochus,** vorderer Theil der Mantelhöhle. *C* **Trochus,** mittlerer oder hinterer Theil der Mantelhöhle. *D* **Monotocardier.** *1* Mantelhöhle, *2* Rectum resp. Anus, *r* rechte, *l* linke Kieme von Haliotis (*A*), einzige vorhandene Kieme der Azygobranchier (*B*, *C*) und Monotocardier (*D*), *i* Kiemenblättchen der inneren, *e* Kiemenblättchen der äusseren Reihe, zwischen beiden die Kiemenaxe oder Scheidewand mit dem ab- und zuführenden Kiemengefäss (*3* und *4*), *5* Lage des Mantelschlitzes von Haliotis. Weitere Erklärung im Text.

beider Kiemen ist fast in ihrer ganzen Länge mit der Innenwand des die Mantelhöhle bedeckenden Mantels verwachsen, und nur das vordere Ende ist zipfelförmig, frei und ragt sogar etwas aus der Athemhöhle hervor.

Besitzen die Fissurelliden und Haliotiden noch 2 Kiemen: Zygobranchia, so erhält sich bei den übrigen Rhipidoglossen nur noch die bei Haliotis grössere linke Kieme (also die ursprünglich rechte): Azygobranchia. Diese ist aber noch

zweizeilig gefiedert, wenn auch dieser zweizeilig gefiederte Zu stand in Folge eigenthümlicher Verhältnisse etwas verdeckt erschein Die Scheidewand nämlich der Kieme (ihre Axe), auf deren Breitseite die beiden Reihen von Kiemenblättchen sitzen und die schon bei Haliot an der einen Kante mit der inneren Mantelwand verwachsen ist, ve wächst nämlich auch mit der anderen Kante (in welcher das zuführend Kiemengefäss verläuft) etwas rechts von der ersteren Verwachsungslini ebenfalls mit dem Mantel. Dadurch wird in einer Weise, die am beste durch die vorstehenden schematischen Querschnitte (Fig. 143) erläutert wir die Mantelhöhle durch die Kiemenscheidewand in 2 ungleich grosse Ab theilungen getrennt, welche sich beide vorn ineinander öffnen. In di viel kleinere obere Abtheilung ragt die eine Reihe der Kiemenblättche (die hier kleiner sind) vor, während in die untere grosse Kammer de Mantelhöhle die der gegenüber liegenden Reihe angehörigen, grosse Kiemenblättchen hinunterhängen. Am vorderen Ende ist jedoch di Kieme noch frei und ragt zipfelförmig vor (Trochiden, Turbiniden, Ner tiden).

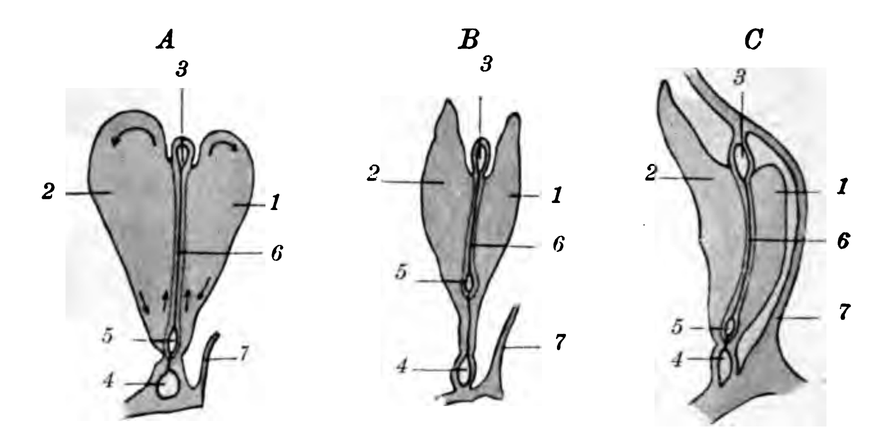



Fig. 144. **Querschnitte durch Kiemen von Rhipidoglossen**, nach HALLER, 189 Es ist jeweilen ein Paar Kiemenblättchen in der ganzen Breite getroffen. *A* Kiemenque schnitt von **Fissurella crassa**, *B* von **Haliotis glabra**, *C* von **Trochus gibberosu** (hinterer Abschnitt der Kieme, wo auch die Kante der Kiemenscheidewand, in der d zuführende Kiemengefäss verläuft, mit der inneren Mantelwand verwachsen ist). In *A* i die Bluteirculation in den Kiemenblättchen durch Pfeile angedeutet. *1* Aeusseres, *2* inner Kiemenblättchen, *3* zuführendes Kiemengefäss, *4* abführendes Kiemengefäss, *5* speciell Gefäss der Kiemenblättchen, *6* Kiemenscheidewand, *7* Wand der Kiemenhöhle.

Ueber die Form der Kiemenblättchen und die Circulationsverhält nisse bei den Kiemen einiger Rhipidoglossen giebt die Fig. 144 Au schluss.

Bei den Docoglossen (Patelliden im weiteren Sinne) finde wir mit Rücksicht auf die Kiemen sehr verschiedene Verhältnisse. S besitzt die Gruppe der Acmaeiden noch ein ächtes Ctenidium, da dem der Azygobranchier, d. h. dem linken von Haliotis entsprich (Fig. 115). Diese Kieme ist nur an ihrer Basis, d. h. da, wo die zu und abführenden Gefässe hinzutreten, an der Decke der Mantelhöhle be festigt und ragt frei in letztere vor. Sie kann auch aus der Kiemen höhle vorgestreckt werden. Sie ist zweizeilig gefiedert, und die Orien

tirung in der Mantelhöhle ist derart, dass die eine Reihe der Kiemenblättchen nach oben, die andere nach unten gegen den Boden sieht. Da die Kieme selbst mit Bezug auf die Längsaxe des Thieres von links hinten nach rechts vorn zieht, so liegt das zuführende Gefäss in der nach hinten gerichteten und rechten, das abführende in der nach vorn, dem Kopf zugewendeten, linken Kante des Ctenidiums (Fig. 295). Doch schon innerhalb dieser Gruppe der monobranchen Docoglossen übernimmt der frei vorragende, den Körper rings umkreisende Mantelrand einen Theil der respiratorischen Function. Das Blutgefässsystem erhält entsprechende Umbildung (siehe dort), und es treten bald stärker, bald weniger stark ausgebildete Falten des Mantelrandes auf, die bereits der Athmung dienen (Lottia, Scurria). Bei der Gruppe der Cyclobranchen (Patelliden im engeren Sinne) geht nun das Ctenidium vollständig verloren, und dafür tritt am Mantelrande in weiterer Ausbildung der erwähnten Faltenbildungen die Kranz- oder Mantelrandkieme auf, d. h. eine Reihe von Kiemenblättchen, die auf der Innen- und Unterseite des Mantelrandes den Körper rings umzieht, nur in der vorderen Region sich aus bedeutend kleineren Blättchen zusammensetzt oder dort ganz unterbrochen ist (Fig. 5). Diese Kiemenblattreihe erinnert so ein wenig an die Kiemenreihen der Chitoniden. Die Abtheilung der Lepetiden unter den Docoglossen entbehrt sowohl der Ctenidien wie der Kranzkieme.

Bei der grossen zweiten Prosobranchierabtheilung der Monotocardier sind die Kiemenverhältnisse im Grossen und Ganzen ausserordentlich einförmig. Es existirt nur eine meist in ihrer ganzen Länge mit dem Mantel verwachsene, einzeilig gefiederte Kieme (Fig. 116, p. 107), welche der linken Fissurella- und Haliotis-Kieme, der einzigen Kieme von Turbo, Trochus etc. entspricht. Sie liegt gewöhnlich ganz links in der Mantelhöhle.

Die Entstehung dieser Kieme kann man sich am besten vorstellen, wenn man sich der bei Turbo, Trochus etc. vorhin geschilderten Verhältnisse erinnert. Man braucht nämlich nur anzunehmen, dass die dem Mantel zugekehrte Reihe der kleinen Kiemenblättchen von Turbo verschwindet, und dass die Kiemenscheidewand mit dem Mantel in ihrer ganzen Breite verwächst, um die bei den Monotocardiern bestehenden Verhältnisse zu erhalten (Fig. 143 C, D).

Eine besondere Besprechung erheischen nur wenige abweichende Formen.

1) In den verschiedensten Gruppen der Prosobranchier haben sich einzelne Vertreter an zeitweisen oder dauernden Aufenthalt auf dem Lande angepasst, und damit hat die Wasserathmung der Luftathmung Platz gemacht. Mit diesem Uebergang von der einen Lebensweise zur anderen sehen wir schrittweise das Ctenidium sich zurückbilden und dafür an der Decke der Mantelhöhle ein respiratorisches Gefässnetz, eine Lunge, auftreten. Gleichzeitig verschwinden mit dem Ctenidium das an dieses gebundene, charakteristische Sinnesorgan, das Osphradium, und die Hypobranchialdrüse. Uebergangsformen bilden Vertreter der Littorinidae (Littorina, Cremnoconchus), die eine amphibische Lebensweise führen und nur zeitweise ausser dem Wasser leben. Sie besitzen noch eine, allerdings bereits veränderte Kieme, und ein respiratorisches Gefässnetz beginnt erst sich auszubilden (Fig. 145). Dieses ist viel stärker entwickelt und das Ctenidium ganz rudimentär bei gewissen Cerithi-

idae (Cerithidea [Fig. 146]); ähnlich verhalten sich einige Neritina-Arten unter den Diotocardiern.

Vollständig verschwunden ist die Kieme bei den Helicinidae unter den Diotocardiern, bei den Cyclophoridae, Cyclostomatidae, Aciculidae und bei Geomelania unter den Monotocardiern.

2) Die Ampullarien sind amphibische Prosobranchier. Durch eine Verdoppelung des Mantels entsteht bei ihnen ein sehr geräumiger Lungensack, an dessen Innenwand sich ein reiches, respiratorisches Ge-

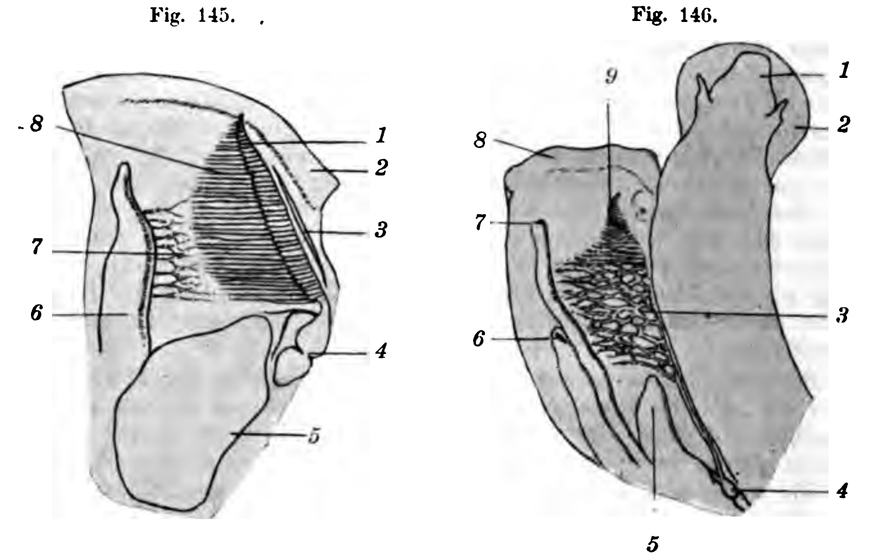



Fig. 145. **Decke der Mantelhöhle von Littorina rudis**, von innen gesehen, nach PELSENEER, Prosobr. aër. 1895. *1* Ctenidium, *2* freier Mantelrand, *3* Osphradium, *4* Herz, *5* Niere, *6* Enddarm, *7* Gefässnetz, *8* Verlängerungen der Kiemenblättchen.

Fig. 146. **Vorderer Theil von Cerithidea obtusa**, von oben gesehen, nach PELSENEER. Die Mantelhöhle ist längs der rechten Seite aufgeschnitten und die Mantelfalte nach links hinübergeschlagen. *1* Schnauze, *2* Fuss, *3* Gefässnetz, *4* Herz, *5* Niere, *6* Mündung des Oviducts, *7* Anus, *8* vorderer freier Mantelrand, *9* rudimentäres Ctenidium.

fässnetz ausbreitet. Die untere Wand dieses Lungensackes (welche zugleich die Decke der Mantelhöhle bildet) ist von einer Oeffnung zur Aufnahme und Abgabe von Luft durchbrochen. Die Kieme ist auf die äusserste rechte Seite der Mantelhöhle verlagert, was wohl mit der starken Entwickelung des Lungensackes in irgend einem Zusammenhang steht. Trotzdem entspricht sie der sonst links gelagerten Monotocardierkieme, wie die Innervationsverhältnisse zeigen (Fig. 147).

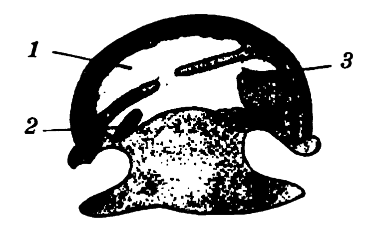



Fig. 147. **Querschnitt durch Ampullaria** in der Gegend der Mantelhöhle, nach SEMPER, Existenzbeding. d. Thiere. *1* Lungensack, *2* Osphradium, *3* Kieme.

3) Die Gattung Valvata steht dadurch im Gegensatz zu allen übrigen Monotocardiern, dass ihre Kieme zweizeilig gefiedert und allseitig frei ist. Sie kann aus der Mantelhöhle vorgestreckt werden.

4) Unter den Heteropoden liegt die Kieme bei Atlanta noch wohl geborgen in der geräumigen Mantelhöhle. Bei Carinaria ist sie nur wenig geschützt durch die gering entwickelte Mantelfalte. Bei Pterotrachea fehlt die Mantelfalte, und die fadenförmigen Kiemenblättchen ragen hier frei und unbedeckt vor. Firoloida ist kiemenlos.

Opisthobranchia. Hier erhält sich ein ächtes Ctenidium nur bei den Tectibranchiern und den Steganobranchiern unter den Ascoglossa. Es liegt, oft nur unvollständig bedeckt, in der rechtsseitig entwickelten Mantelhöhle und ist, je weiter der Vorgang der Detorsion, d. h. der Rückverschiebung des Mantelcomplexes von vorn nach hinten, vorgeschritten ist, um so mehr dem Hinterende des Körpers genähert. Bei Actaeon, jener interessanten Uebergangsform zwischen Proso- und Opisthobranchiern, ist die Spitze der Kieme ganz nach vorn gerichtet; bei Scaphander, Acera z. B. steht das Ctenidium quer zur Längsaxe des Körpers, bei anderen Formen richtet sich die Spitze der Kieme nach hinten. Die Form des Ctenidiums zeigt in der Abtheilung der Opisthobranchier beträchtliche Variationen. Während die Ctenidien der Prosobranchier zweizeilig oder durch Verschwinden der einen Kiemenblättchenreihe einzeilig gefiederte Organe darstellen, die man deshalb auch als Kammkiemen bezeichnet, ist für die Mehrzahl der Tectibranchier die Grundform eine andere. Die Kieme tritt hier als eine dreieckige Hautfalte auf, die mit einer Seite des Dreieckes, der Basis, in der Mantelhöhle befestigt und von der Basis zur Spitze stark gefaltet ist. An den Breitseiten der Kieme (den Flächen des Dreieckes) entspricht einer Erhebung auf der einen Seite eine Vertiefung auf der anderen. Solche Kiemen werden als Faltenkiemen bezeichnet (vergl. Fig. 148, die einen Schnitt durch die Längsaxe der Kieme, von der Basis zur Spitze, zeigt). Daneben kommen aber auch Kiemenformen vor, die ganz dem Typus der Kammkiemen entsprechen, zweizeilig gefiederte bei den Pleurobranchiden, einzeilig gefiederte bei Gastropteron und Lobiger.

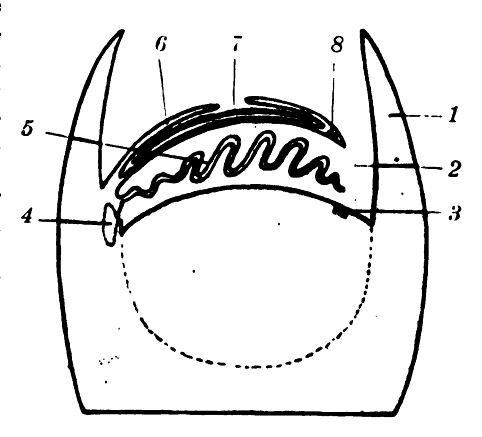



Fig. 148. **Schematischer Querschnitt durch Aplysia,** nach GILCHRIST, 1894. *1* Parapodium, *2* Mantelhöhle, *3* Hypobranchialdrüse, *4* Niere, *5* Ctenidium (Faltenkieme), *6* über die Schale zurückgeschlagener Theil des Mantels (Schalenlappen), *7* Schale, *8* Manteldrüse.

Bei den Pteropoden, die wir von tectibranchiaten Opisthobranchiern ableiten müssen, ist das Ctenidium, wenn es überhaupt vorhanden ist, wenig entwickelt und liegt rechts am Körper. Es entspricht dem Ctenidium der Tectibranchier.

Bei den Gymnosomata erhält sich diese ächte Kieme nur bei den Pneumodermiden als ein einfacher, seltener (Pneumoderma) gefranster Fortsatz an der rechten Körperseite (Fig. 16 und 17). Dagegen können sich neue Kiemen am hinteren Ende des Körpers entwickeln, die ent-

weder mit dem ächten Ctenidium zusammen (Spongiobranchaea, Pneumoderma) oder allein vorkommen (Clionopsis, Notobranchaea), bis sie auch ihrerseits wieder verschwinden (Clione, Halopsyche).

Unter den Thecosomata besitzen nur die Cavoliniiden (Fig. 149) eine Kieme, welche als eine Reihe faltenförmiger Erhebungen der Leibeswand in der Mantelhöhle auftritt und in wellenförmigen Biegungen so verläuft, dass sie einen nach vorn offenen Halbkreis bildet, dessen grössere Hälfte auf der rechten Körperseite liegt.

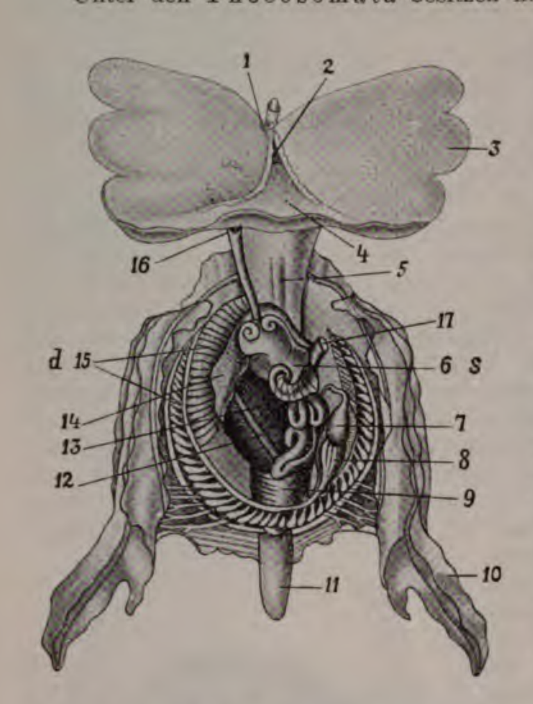
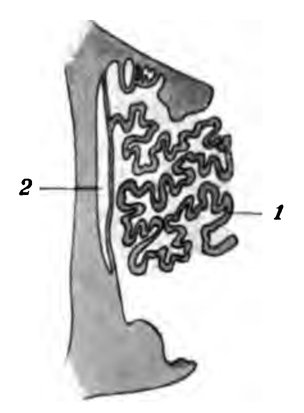



Fig. 149. **Anatomie von Cavolinia tridentata,** nach SOULEYET, Voy. Bonite. Schale und Mantel entfernt, Eingeweidesack zum Theil geöffnet, Ansicht von hinten und unten. *d* Rechts, *s* links; *1* Mündung des Penis, *2* Mund, *3* linke Flosse (Parapodium), *4* Fuss, *5* Oesophagus, *6* Theile des ausführenden Geschlechtsapparates, *7* Herzkammer, *8* Vorhof, *9* Zwitterdrüse, *10* seitliche Fortsätze des Mantels, *11* Spindelmuskel, *12* Darm, *13* Verdauungsdrüse (Leber), *14* Magen, *15* Ctenidium, *16* Geschlechtsöffnung, *17* Anus.

Pulmonata. Wie der Name dieser Ordnung der Schnecken besagt, athmen die hieher gehörenden Formen mittelst Lungen und haben in Folge dessen die Ctenidien eingebüsst. Allein es sind in den letzten Jahren einige Pulmonaten bekannt geworden, die wohlausgebildete Kiemen besitzen. Es handelt sich um phylogenetisch alte Formen aus der Familie der Limnaeiden unter den Basommatophoren, um die Gattungen Miratesta, Isidora (Pulmobranchia), Protancylus. Alle bis dahin beschriebenen Species sind links gewunden. Es sprechen gute Gründe dafür, dass die Kiemen dieser Pulmonaten als ächte Ctenidien anzusehen sind. Am besten entwickelt zeigt sich das Organ bei Miratesta, wo es noch in der (linksseitigen) Mantelhöhle geborgen wird, etwas aus der Athemöffnung herausschaut und aus 4 Lamellen besteht, deren jede stark gefaltet erscheint (Fig. 25). Eine einzelne Lamelle gleicht ganz einer Faltenkieme der Tectibranchier. Bei Isidora und Protancylus ist in der That nur eine einzige Kiemenlamelle vorhanden (Fig. 150); doch liegt hier die Kieme ausserhalb der Mantelhöhle in der Nähe der Oeffnung der letzteren. Schon seit längerer Zeit kennt man bei Planorbis und Ancylus einfache Lappenbildungen in ähnlicher Lage wie die Kiemen von Isidora und Protancylus, die in Folge dessen wohl als letzte Ueberbleibsel eines Ctenidiums bei den höheren Basommatophoren angesehen werden dürfen. Wo diese Kiemen schon ausserhalb der Mantelhöhle liegen, findet sich in derselben bereits ein, wenn auch meist

noch nicht sehr entwickeltes respiratorisches Gefässnetz (Lunge). Ancylus entbehrt einer Lungenhöhle. Eine andere Ansicht geht nun freilich dahin, dass diese Kiemenbildungen der Pulmonaten als Neuerwerb aufzufassen und in Folge dessen nicht als Ctenidien anzusehen sind; doch ist, wie gesagt, die zuerst vorgetragene Auffassung wohl begründet, um so mehr, als sich auch gerade bei den Basommatophoren unter den Pulmonaten noch ein Osphradium findet.

Die Gattung Siphonaria, deren systematische Stellung sehr unsicher ist (sie wird bald zu den Opisthobranchiern, bald zu den Pulmonaten gerechnet), besitzt eine Mantelhöhle, an deren Dach sich eine sichelförmige Kieme, bestehend aus einer Reihe hintereinander liegender Blättchen, findet. Diese Kieme wird bald als Ctenidium, bald als Neuerwerb, d. h. als adaptive Kieme angesehen. Auch der Gattung Siphonaria kommt ein Osphradium zu.



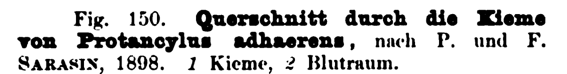



Fig. 150. **Querschnitt durch die Kieme von Protancylus adhaerens**, nach P. und F. SARASIN, 1898. *1* Kieme, *2* Blutraum.

## C. Lamellibranchia.

Auch die Lamellibranchier besitzen von Haus aus 2 symmetrisch gelagerte, zweizeilig gefiederte Kiemen. Die bis vor kurzem allgemein verbreitete Ansicht, dass die Muscheln jederseits in der Mantelhöhle 2 Kiemen besitzen, hat sich nämlich als irrthümlich herausgestellt, indem diese 2 Kiemen in Wahrheit den 2 Reihen von Kiemenblättchen einer zweizeilig gefiederten Kieme entsprechen.

Es verlohnt sich, die interessante Reihe von Modificationen, welche die ursprünglich zweizeilig gefiederte Kieme innerhalb der Klasse der Lamellibranchier erleidet, Schritt für Schritt zu verfolgen.

a) Die ursprünglichsten Verhältnisse findet man bei den Protobranchiern. Betrachten wir z. B. Nucula (Fig. 30 und 151). Hier finden wir die Kieme in einem ähnlichen Zustand wie bei Fissurella, eine Axe, in welcher das zuführende und das abführende Kiemengefäss verlaufen, und welche durch ein kurzes, häutiges Band mit dem hinteren und oberen Theil des Rumpfes oder Eingeweidesackes und dem hinteren Schliessmuskel verbunden ist. Dieser Axe sitzen 2 Reihen von kurzen, flachen Kiemenblättchen auf. Die beiden federförmigen Kiemen convergiren nach hinten, wo sie mit einer freien, zipfelförmigen Spitze in die Mantelhöhle vorragen. Die Blättchen der beiden Reihen sind etwas nach unten gerichtet, so dass sie aufeinander senkrecht stehen. Bei Malletia, Yoldia und Solemya hingegen liegen sie noch in einer Ebene, so dass die beiden Reihen an der Axe gegenständig sind. Diese Ebene liegt bei Malletia und Yoldia horizontal, bei Solemya von aussen und oben nach unten und innen geneigt. Die Zahl der Blättchen ist an der sehr schlanken Kieme von Malletia (wenigstens bei einzelnen Species) eine viel geringere als bei Nucula, sie sind in Folge dessen noch nicht so dicht gedrängt und noch nicht so abgeplattet. Jedes Blättchen enthält einen Blutraum, welcher eine Fortsetzung des zuführenden Kiemenge-

fässes ist. Zwei bindegewebige oder chitinige Stäbchen verlaufen am unteren Rande eines jeden Kiemenblättchens von der Axe bis zur Spitze und dienen ihm zur Stütze; an diese Stäbchen heften sich meist strahlenförmig das Kiemenblättchen durchziehende Muskelfasern an. Aehnliche Stützstäbchen finden sich fast bei allen Lamellibranchiern und zahlreichen Gastropoden.

Das Epithelium der Kiemenblättchen ist an folgenden Stellen mit langen Cilien besetzt: 1) am ventralen Rande; 2) auf ihren beiden (vorderen und hinteren) Flächen, nahe am ventralen Rande.

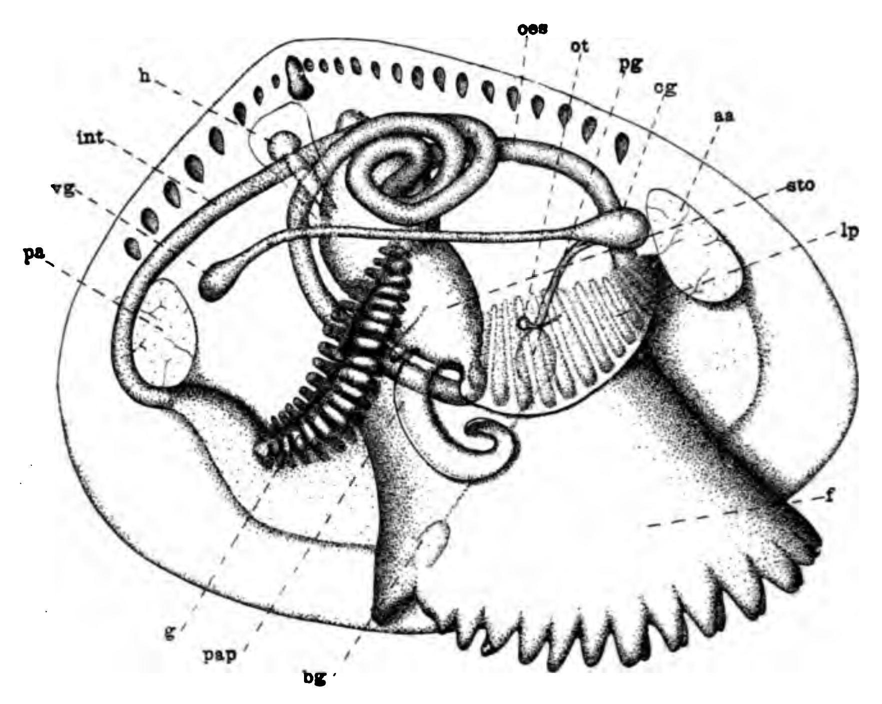



Fig. 151. **Nucula delphinodonta**, von der rechten Seite, nach DREW, 1899. Rechte Schalen- und Mantelhälfte entfernt. *f* Fuss, *bg* Byssusdrüse, *pap* Anhang der Mundlappen, *g* Kieme, *pa* hinterer Schliessmuskel, *vg* Visceralganglion, *int* Darm, *h* Herz, *oes* Oesophagus, *ot* Otocyste, *pg* Pedalganglion, *cg* Cerebralganglion, *aa* vorderer Schliessmuskel, *sto* Magen, *lp* Mundlappen.

Die ersteren Cilien bilden also mit Rücksicht auf die ganze Kieme je eine Längsreihe von Cilien an der freien, ventralen Kante einer jeden Blättchenreihe, und sie erzeugen einen Wasserstrom längs dieser Kante von hinten nach vorn. Die letzteren stellen, indem sie wie die Borsten zweier ineinander gedrückter Bürsten ineinander greifen, eine freilich lockere Verbindung der hintereinander liegenden Blättchen einer Reihe dar. Die Fig. 152 illustrirt zum Theil das Gesagte.

In einzelnen Fällen, wo sich bei den Protobranchiern Siphonen ausgebildet haben (Leda, Yoldia, Malletia), kann es zu Verwachsungen zwischen Kiemenspitze und Intersiphonalseptum kommen (Fig. 31).

b) Bei den Filibranchiern (Fig. 153 B) werden die Blättchen in jeder der 2 Reihen sehr lang, und sie hängen weit in die Mantel-

höhle herunter. Man bezeichnet sie jetzt als Kiemenfäden. Die Kiemenfäden beider Reihen sind auf sich selbst zurückgeknickt, so dass man an jedem Faden einen absteigenden und einen aufsteigenden Schenkel unterscheiden kann. Die Verlängerung der Kiemenfäden entspricht einer zum Zwecke der Athmung nützlichen Oberflächenvergrösserung. Die Grösse der Mantelhöhle setzt ihr eine Grenze, die dadurch umgangen wird, dass der Kiemenfaden auf sich selbst, gegen seine Ansatzstelle an der Axe zurückläuft. An der äusseren, dem Mantel zugekehrten Reihe ist jeder Kiemenfaden nach aussen, an der inneren nach innen zurückgeknickt.

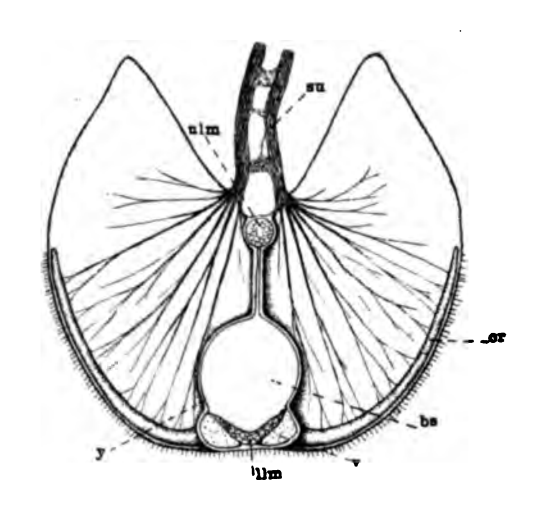



Fig. 152. **Ein Paar Kiemenblättchen von Yoldia limatula,** nach DREW, 1899. *su* Aufhängeband der Kieme, *cr* Chitinstäbchen, *bs* Blutraum, *r* Schnittfläche an dem hier umbiegenden und in das nächstfolgende Kiemenblättchen eintretenden Chitinstäbchen, *llm* unterer Längsmuskel, *ulm* oberer Längsmuskel, *y* Schnittrand der Kiemenaxe.

In jeder Reihe stehen die Kiemenfäden dicht hintereinander, so dass die ganze Reihe das Aussehen eines Blattes oder einer Franse bekommt. Dieses Kiemenblatt besteht aus 2 Lamellen, die einander dicht anliegen, einer absteigenden und einer aufsteigenden, die am

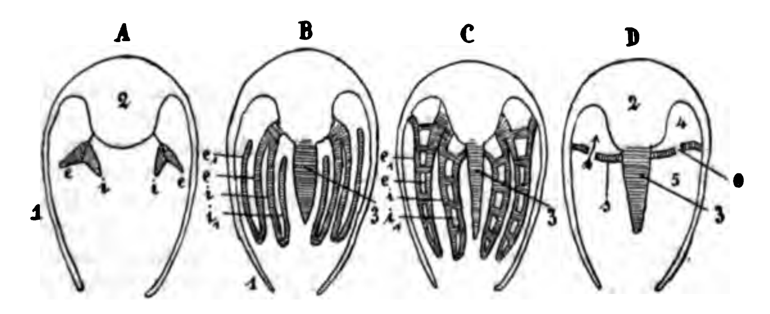
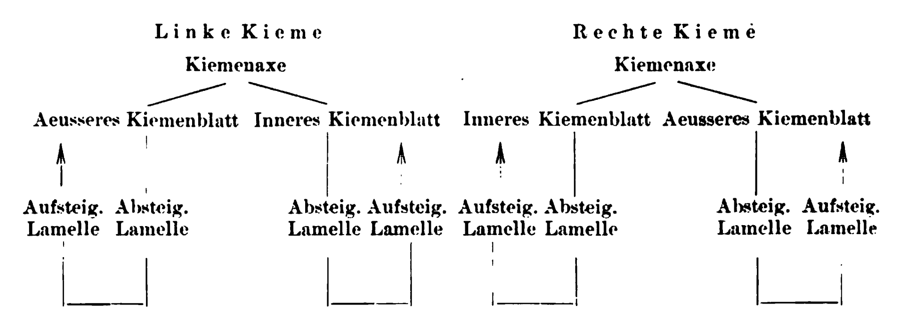



Fig. 153. **Morphologie der Lamellibranchierkieme,** schematische Querschnitte. *A* **Protobranchia.** *B* **Filibranchia.** *C* **Eulamellibranchia.** *D* **Septibranchia.** *1* Mantel, *2* Rumpf (Eingeweidesack), *3* Fuss, *e* in *A* Kiemenblättchen der äusseren Reihe der zweizeilig gefiederten Kieme, in *B* Kiemenfaden der äusseren Reihe, in *C* äusseres Kiemenblatt, *i* Kiemenblättchen resp. Kiemenfaden der inneren Reihe, resp. inneres Kiemenblatt, $e_1$ aufsteigender Ast resp. Lamelle des äusseren Kiemenfadens resp. Kiemenblattes, $i_1$ aufsteigender Ast resp. Lamelle des inneren Kiemenfadens resp. Kiemenblattes. In *D* bedeutet *s* die zu einem musculösen Septum umgewandelte Kieme, welche die Mantelhöhle in eine obere (*4*) und in eine untere Etage (*5*) theilt, die miteinander durch Spalten (*o*) in der Scheidewand communiciren. Die weitere Erklärung im Text.

unteren Rande des Blattes ineinander übergehen. Die absteigende Lamelle wird gebildet von den absteigenden, die aufsteigende von den aufsteigenden Schenkeln der Kiemenfäden. Die aufsteigende Lamelle liegt am äusseren Blatte aussen, am inneren innen von der absteigenden. Zur besseren Orientirung stellen wir die erwähnten, für die Pseudo- und Eulamellibranchier ebenfalls geltenden Bezeichnungen in einem Schema zusammen; man vergleiche dazu Fig. 153.




Bei den Filibranchiern behalten die einzelnen Kiemenfäden ihre volle Selbständigkeit, sie sind frei, d. h. die aufeinander folgenden Fäden eines Blattes (einer Reihe) sind weder unter sich — noch sind die aufsteigenden und absteigenden Schenkel eines und desselben Kiemenfadens miteinander fest verbunden. Immerhin finden sich an den Vorder- und den Hinterseiten der Fäden oder Filamente Stellen mit ausserordentlich dicht stehenden, langen Cilien. Ich will diese dicht gedrängten Cilien Cilienbürsten (Wimperscheiben) nennen. Die Cilienbürsten der aufeinander folgenden Kiemenfäden greifen ineinander, und so kommt ein gewisser Zusammenhang zwischen den Fäden eines Kiemenblattes zu Stande.

Bei den Mytiliden, zum Theil schon bei den Arciden, kommen ferner bereits Verwachsungen zwischen den ab- und aufsteigenden Schenkeln der Kiemenfäden vor, sogenannte interfoliäre oder interlamelläre Verwachsungen.

Bei Anomia sind die dorsalen, hakig umgebogenen Enden der aufsteigenden Schenkel des äusseren Blattes miteinander zu einem zusammenhängenden Saum verbunden, bei den Arciden werden sie nur durch Cilienbürsten zusammengehalten. In diesen Fällen ist der Binnenraum eines jeden Kiemenfadens durch eine Scheidewand in 2 Kanäle getheilt. In dem einen strömt das Blut von der Basis des Kiemenfadens bis an das Ende desselben, in dem anderen von dem Ende bis zur Basis (zur Axe) zurück. Bei den Mytiliden sind die dorsalen Enden der aufsteigenden Schenkel der Kiemenfäden eines Blattes miteinander verwachsen, und ihre Blutkanäle communiciren an diesen Verwachsungsstellen, also am oberen Rande der aufsteigenden Lamelle miteinander [1]).

1) Als Zwischenform, die von den Kiemen der Protobranchier zu denen der höheren Lamellibranchier hinüberführt, sind die sog. subfoliobranchiaten (foliobranch = protobranch) Kiemen von Euciroa und Callocardia beschrieben worden. Diese erinnern in ihrem Bau einerseits noch an die Protobranchierkiemen; die Kiemenblättchen zeigen aber andererseits bereits Verwachsungen mit dem Mantel und unter sich. Auf das Nähere kann hier nicht eingetreten werden, um so weniger, weil diese Formen sich nicht ohne Weiteres in die oben gegebene schematische Darstellung der Entwickelung der

c) Pseudolamellibranchier. Bei diesen ist jedes Kiemenblatt im Sinne einer weiteren Oberflächenvergrösserung gefaltet. Die Falten verlaufen in der Längsrichtung der Kiemenfäden, sind also annähernd dorsoventral. Man kann also regelmässig alternirende Wülste und Furchen, vorspringende und einspringende Kanten an jedem Blatt, und zwar an beiden Flächen desselben unterscheiden. Die Faltung erfolgt in der Weise, dass immer ein vorspringender Wulst auf der Aussenfläche des Kiemenblattes (er wird gebildet von der einen, z. B.

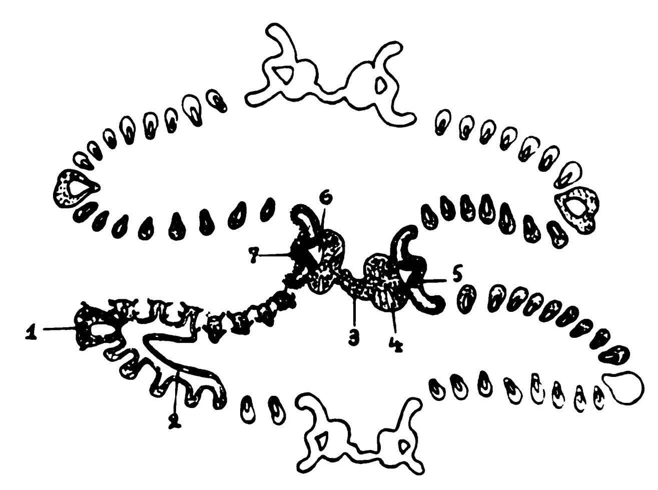



Fig. 154. **Theil eines horizontalen Längsschnittes (in antero-posteriorer Richtung geführt) durch das äussere Kiemenblatt der rechten Kieme von Lima hians (Pseudolamellibranchia)**, nach PELSENEER, 1891. Die histologischen Einzelheiten (Cilien, Zellen etc.) sind nur z. Th. eingezeichnet. *1* Kiemenfaden der vorspringenden Kante einer Kiemenlamelle, *2* **interfilamentäre** Brücke, vascularisirt, *3* **interfoliäre** oder **interlamelläre** Brücke zwischen der auf- und absteigenden Lamelle des Kiemenblattes, *4* Drüsenzelle, *5* Stützgewebe, *6* Hohlraum im Kiemenfaden der einspringenden Kante einer Kiemenlamelle, *7* Kiemenfaden der einspringenden Kante, **Grenzfilament**.

der aufsteigenden Lamelle) einem solchen auf der Innenfläche (er wird gebildet von der anderen, z. B. der absteigenden Lamelle) gegenüberliegt, dass ebenso eine Furche auf der Aussenfläche einer solchen auf der Innenfläche des Kiemenblattes gegenübersteht (vergl. Fig. 154). Die ein- und vorspringenden Kanten werden je von einem Kiemenfaden ge-

---

Muschelkiemen einfügen lassen. Die genannten Gattungen Euciroa und Callocardia sind im Uebrigen sehr wenig mit einander verwandt. (Siehe W. H. DALL, Report on Mollusca and Brachiopoda etc. Proceed. of the U. S. National Museum, Vol. XVII, 1894, p. 687 ff., sowie W. H. DALL, A new classification of the Pelecypoda (Contributions to the tertiary fauna of Florida) in Transact. of the Wagner Free Institute of Science of Philadelphia, Vol. III, 1895.)

Ferner werden auch hie und da die Kiemen von Amusium als Uebergangsform zwischen denen der Protobranchier und Filibranchier erwähnt. In der That sind hier bereits Kiemenfäden an Stelle von Kiemenblättchen vorhanden, und diese Kiemenfäden sind nicht auf sich selbst zurückgeknickt, so dass wir jederseits in der Mantelhöhle zwei Kiemenblätter treffen, die nur aus je einer Lamelle, einer Reihe von Kiemenfilamenten, bestehen. Bevor man diese Form als Uebergangsstadium betrachten darf, muss aber zuerst der Nachweis erbracht werden, dass es sich hier nicht um Rückbildung handelt. Amusium gehört zu den Pectiniden, die sonst Kiemen vom Pseudolamellibranchiertypus besitzen.

bildet, und der Kiemenfaden der einspringenden Kante zeichnet sich als Hauptfaden oder Grenzfilament in irgend einer Weise, z. B. durch grössere Breite, vor den übrigen aus. Die beiden Lamellen eines Kiemenblattes sind stellenweise durch Querbänder verbunden, welche Blutkanäle enthalten können oder nicht. Diese Verbindungen finden sich im Allgemeinen zwischen den gegenüberliegenden einspringenden Kanten, d. h. zwischen den beiden Schenkeln, dem ab- und aufsteigenden, eines Hauptfadens oder Grenzfilamentes (interlamelläre Brücken). Der obere Rand der aufsteigenden Lamelle des äusseren Blattes kann mit dem Mantel verwachsen. Die aufeinander folgenden Kiemenfäden eines und desselben Blattes sind miteinander nur durch Cilienbürsten oder aber durch interfilamentäre Brücken verbunden. Letztere Verbindungen bilden sich also zwischen den in der Richtung von vorne nach hinten aufeinander folgenden Kiemenfäden, d. h. zwischen dem aufsteigenden Schenkel eines Kiemenfadens und dem aufsteigenden Schenkel des nächstfolgenden und des nächstvorhergehenden und ebenso zwischen den absteigenden Schenkeln der nebeneinander liegenden Filamente. Interfoliäre oder interlamelläre Brücken verbinden dagegen, wie bereits mehrfach erwähnt, die beiden Schenkel eines und desselben Kiemenfadens und treten also bei den Pseudolamellibranchiern besonders zwischen den beiden Schenkeln der Grenzfilamente an den einspringenden Kanten auf.

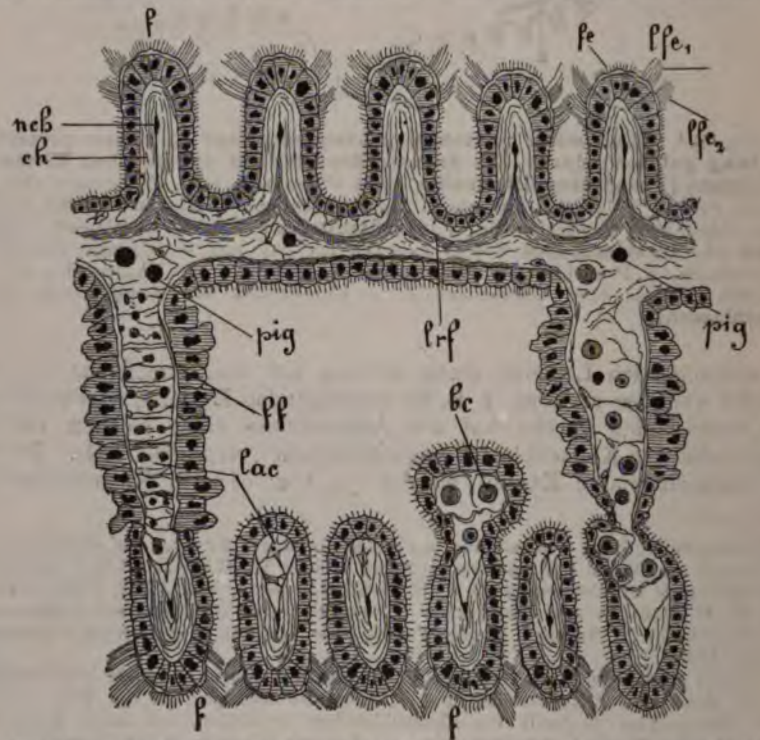



Fig. 155. **Stück eines Querschnittes durch das äussere Kiemenblatt von Dreissensia polymorpha,** nach PECK, 1877. *f* Die einzelnen Kiemenfäden, *ff* subepitheliale Fasern, *ch* Stützsubstanz der Fäden, *lac* Lacunengewebe, *pig* Pigmentzellen, *bc* Blutkörperchen, *fe* Epithelium des freien Randes der Kiemenfäden, $lfe_1$ und $lfe_2$ zwei Reihen von lateralen Epithelzellen der Kiemenfäden, welche lange Cilien (Cilienbürsten) tragen, *lrf* Gewebe der interfilamentären Verbindungsbrücken. Es sind zwei interfoliäre Verbindungsbrücken getroffen.

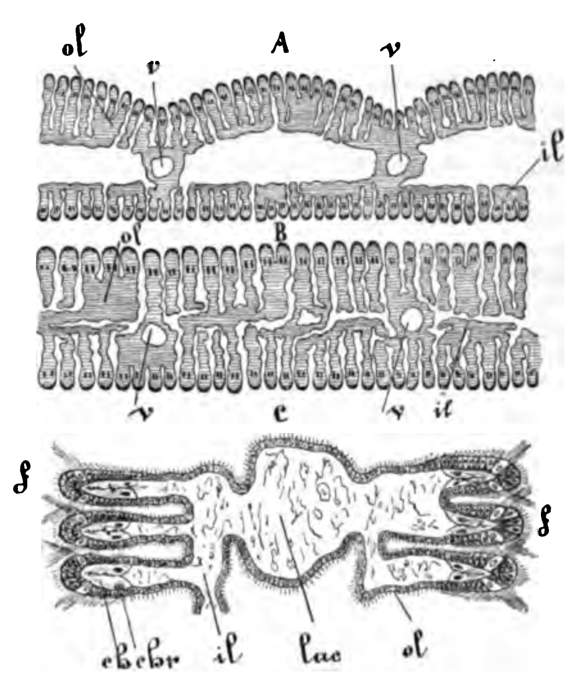



Fig. 156. **Stücke von Querschnitten durch die Kiemenblätter von Anodonta,** nach PECK, 1877. *A* Aeusseres, *B* inneres Kiemenblatt; man sieht bei jedem Kiemenblatt die Querschnitte seiner beiden Lamellen und die interfoliären sowohl als die interfilamentären Verbindungsbrücken. *C* Ein Theil von *B* stark vergrössert. *ol* Aeussere, *il* innere Lamelle eines Kiemenblattes, *v* Blutkanäle, *f* die einzelnen Kiemenfäden, aus denen die Kiemenlamellen bestehen, *lac* Lacunengewebe, *ch* Stützgewebe der Kiemenfäden mit festeren Stützstäben *chr*.

d) Eulamellibranchier (Fig. 155—157). Die Kiemenblätter sind glatt oder gefaltet. Immer aber stehen sowohl die absteigenden und aufsteigenden Lamellen eines und desselben Kiemenblattes, als auch die aufeinander folgenden Kiemenfäden eines Blattes miteinander durch zahlreiche vascularisirte Verbindungsbrücken in organischer Verbindung. Diese Verbindungsbrücken sind also sowohl interfoliär als interfilamentär. Dieses Verhalten bedingt ein vollständiges Verwischen des ursprünglichen, filamentären Baues jedes Kiemenblattes. Es ist dasselbe wirklich zu einem Blatt geworden, welches an beiden Flächen Löcher oder Spalten (die nicht verwachsenen Stellen zwischen den aufeinander folgenden Fila-

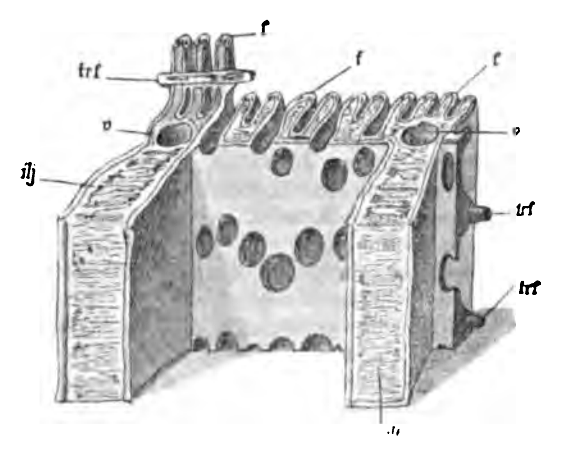



Fig. 157. **Herausgeschnittenes Fragment der aufsteigenden Lamelle des äusseren Kiemenblattes von Anodonta,** schematisch, nach PECK, 1877. *f* Die einzelnen Kiemenfäden, verbunden durch interfilamentäre Verbindungsbrücken, *trf* Bindegewebe derselben, *v* Blutkanäle, *ilj* interlamelläre Verbindungsbrücken, die (schwarz gehaltenen) Löcher in der Kiemenlamelle sind die übrig gebliebenen Lücken zwischen den Kiemenfäden und ihren Verbindungsbrücken, durch welche das Athemwasser strömen kann.

menten) aufweist, die in ein Lücken- oder Kanalsystem im Inneren des Kiemenblattes führen, welches den nicht verwachsenen Stellen zwischen absteigender und aufsteigender Lamelle eines und desselben Kiemenblattes entspricht. Diese Beschaffenheit wurde früher als für die Muscheln typisch gehalten, hat ihnen den Namen Lamellibranchiaten verschafft und zu der Ansicht geführt, dass diese Thiere durch den Besitz von z w e i blätterigen Kiemen jederseits in der Mantelhöhle, also im Ganzen 4, ausgezeichnet seien. Wir wissen jetzt, wie die 2 Kiemenblätter jederseits entstanden sind und dass sie nur den modificirten 2 Reihen von Kiemen b l ä t t c h e n der ursprünglichen, zweizeilig gefiederten Kieme der Protobranchier entsprechen. Die Lamellibranchier haben in Wirklichkeit jederseits nur e i n e Kieme in der Mantelhöhle.

Das Blut strömt jetzt nicht mehr durch die ursprünglichen Kiemenfäden in die Lamellen der Kiemen und aus diesen zurück, sondern die zu- und abführenden Blutwege liegen in dem Balkennetz zwischen den beiden Lamellen eines Kiemenblattes, welches eben diese beiden Lamellen zu einem Blatte verbindet.

---

Das äussere Blatt einer Kieme kann, anstatt dass es dem inneren Blatt parallel in die Mantelhöhle herunterhängt, dorsalwärts in die Mantelhöhle emporragen, so dass inneres und äusseres Blatt in eine Ebene zu liegen kommen (bei Telliniden und Anatinacea).

Die aufsteigende Lamelle des äusseren Blattes kann fehlen (Anatinacea, Lasaea); ja das ganze äussere Blatt kann fehlen (Lucina, Corbis, Montacuta, Cryptodon, Scioberetia).

Bei allen Lamellibranchiern, mit Ausnahme der Protobranchier, ferner der Arcidae, Trigoniidae und Pectinidae, kommt es zu einer Verwachsung zwischen Kieme und Mantel, derart, dass der dorsale Rand der aufsteigenden (äusseren) Lamelle oder, wo diese fehlt, der freie Rand der einzig vorhandenen Lamelle des äusseren Kiemenblattes mit dem Mantel verschmilzt. In ähnlicher Weise kann der dorsale Rand der aufsteigenden (inneren) Lamelle des inneren Kiemenblattes mit dem oberen Theile des Fusses verschmelzen (Fig. 153 C). Wenn nun beide Kiemen, die im Bereiche des Fusses mit diesem verschmelzen, hinten, wo der Fuss aufhört, von beiden Seiten her in der Mittellinie der Mantelhöhle mit e i n a n d e r verschmelzen, so bilden sie eine Scheidewand, welche, indem sie sich mit der vom M a n t e l gebildeten Scheidewand zwischen Einströmungs- uud Ausströmungssipho verbindet, die Mantelhöhle in eine obere und in eine untere Abtheilung trennt. Durch den unteren (Einströmungs-)Sipho strömt das Wasser in die große, untere Mantelhöhle, badet die Kiemen, kommt nach vorn, giebt die mitgeschwemmten Nahrungspartikelchen an den Mund ab, fliesst dann jederseits neben dem Fuss in dem oberen Theil der Mantelhöhle, die durch die Ansatzstelle der Kieme in 2 Kanäle getheilt wird, in die hinter dem Fuss einheitliche, hintere und obere Abtheilung, und von da durch den oberen (Ausströmungs-) Sipho nach aussen (vergl. Fig. 36 und 130).

e) S e p t i b r a n c h i e r (Fig. 41 A u. B, u. Fig. 153 D). Diese Muscheln wurden irrthümlich für kiemenlos gehalten. In Wirklichkeit hat sich bei ihnen die eben erwähnte Kiemenscheidewand unter starker Veränderung ihres Baues zu einem m u s c u l ö s e n S e p t u m umgewandelt, welches die Mantelhöhle in horizontaler Richtung quer durchzieht und sich hinten an das Siphonalseptum anschliesst, weiter vorn den Fuss

rings umgiebt. Dieses Septum ist in je nach den Gattungen verschiedener Weise von Spalten oder Löchern durchbrochen, durch welche eine Communication zwischen oberer und unterer Abtheilung der Mantelhöhle stattfinden kann.

Neuerdings wird die Homologie dieses Septums mit den Kiemen der anderen Lamellibranchier bezweifelt, namentlich mit Hinweis auf die Nervenversorgung, indem ausser dem Parietovisceralganglion auch das Cerebralganglion Fasern an das Septum abgiebt. Dieses ist zum Theil vielleicht aus den Kiemen, in erster Linie aber vom Mantel (Septipalliata), zum Theil vielleicht auch aus dem Fusse gebildet worden. Die (noch unbekannte) Entwickelungsgeschichte dieser Formen wird wohl den endgültigen Entscheid über die Richtigkeit der einen oder anderen Auffassung geben.

## D. Cephalopoda.

Die Kiemen der Cephalopoden sind durchgängig zweizeilig gefiedert. Ihr Bau ist bei den Dibranchiaten genauer untersucht. Beispiel Sepia. Jede Kieme hat im Ganzen die Gestalt eines schlanken Kegels, welcher der Länge nach dem Eingeweidesack in der Mantelhöhle aufliegt, so dass die Basis dorsalwärts (gegen die Spitze des Eingeweidesackes), die Spitze ventralwärts, gegen den freien Rand der Mantelfalte, d. h. gegen die Mantelspalte gerichtet ist (Fig. 134). Die beiden Kiemen divergiren mit ihren Spitzen.

Die 2 Reihen von flachen, dreieckigen, zipfelförmigen Kiemenblättchen (Fig. 158) werden getragen von den beiden Kiemengefässen, so dass sich

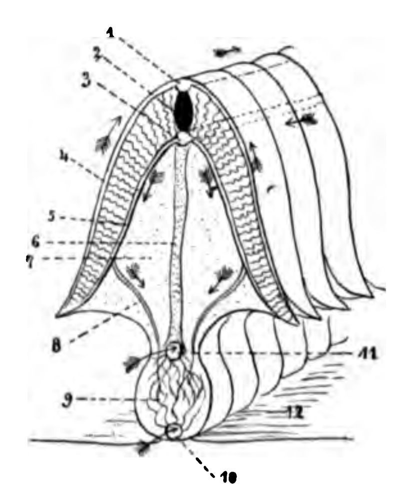



Fig. 158. **Schematische Darstellung des Baues der Sepiakieme**, nach der Darstellung von JOUBIN, 1885. *1* Abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene, enthält arterielles Blut), *2* Kiemenkanal, *3* zuführendes Kiemengefäss (Kiemenarterie, enthält venöses Blut), *4* Vas efferens (specielle Kiemenvene) eines jeden Kiemenblättchens, *5* Vas afferens (specielle Kiemenarterie) eines jeden Kiemenblättchens, *6* Aufhängeband der Kieme, welches speciell das zuführende Kiemengefäss (*3*) am hinteren Integument (*12*) des Eingeweidesackes befestigt, *7* specielles Aufhängeband eines jeden Kiemenblättchens am allgemeinen Aufhängeband *6*, *8* eine der Communicationen der Vasa afferentia mit der Blutdrüse *9*, welche von venösem Blut durchspült wird. Die Gefässe *10* und *11* führen das venöse Blut, welches die Blutdrüse durchspült hat, wieder in den an der Kiemenbasis gelegenen venösen Sinus zurück. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstromes an.

jedes Kiemenblättchen mit dem einen Ende seiner Basis an dem zuführenden Kiemengefässe, mit dem anderen an dem abführenden Kiemengefässe befestigt. So kommt in der Axe der Kieme ein zwischen den beiden Gefässen und auch zwischen den beiden Reihen von Kiemenblättchen verlaufender Kanal zu Stande, welcher zwischen je 2 aufeinander folgenden Blättchen durch eine Oeffnung mit der Mantelhöhle communicirt und also vom Athemwasser durchströmt werden kann. Diese Oeffnungen oder Spalten, welche in den Axenkanal der Kieme hineinführen,

sind zu beiden Seiten der Axe alternirend angeordnet, ebenso wie die Kiemenblättchen, zwischen deren Basis sie liegen. Das abführende Kiemengefäss (Kiemenvene) bildet die hintere, dem Mantel zugekehrte, das zuführende Kiemengefäss (Kiemenarterie) die vordere, dem Eingeweidesack zugekehrte Stütze der Kieme. Das zuführende Kiemengefäss ist in seiner ganzen Ausdehnung durch eine bindegewebige Membran mit dem Integumente des Eingeweidesackes verwachsen. Der vordere (dem Eingeweidesack zugekehrte) Rand eines jeden Kiemenblättchens ist mit dieser Membran, die ich als Aufhängeband der Kieme bezeichnen will, selbst wieder durch eine dreieckige, dünne Haut verbunden. Am hinteren, freien Rande eines jeden Kiemenblättchens verläuft das Vas efferens (die specielle Kiemenvene) dieses Blättchens und mündet in das abführende Gefäss der Gesammtkieme ein, am vorderen, mit dem Aufhängeband verbundenen Rande verläuft das Vas afferens (die specielle Arterie) des betreffenden Blättchens. Jedes Blättchen ist selbst wieder gefaltet, und zwar auf beiden Flächen alternirend. Jede solche Falte ist ferner selbst wieder gerunzelt. Alle diese Faltensysteme stehen senkrecht aufeinander. Sie dienen zur Oberflächenvergrösserung.

Da, wo das Aufhängeband der Kieme in das Integument des Eingeweidesackes übergeht, birgt er in seinem Innern einen Zellkörper, der von einem System von blutführenden, intercellulären Kanälen durchzogen ist und vielleicht eine Blutdrüse darstellt. Dieser Zellkörper bezieht venöses Blut aus Verästelungen des zuführenden Hauptgefässes der Kieme und der zuführenden Gefässe der Blättchen und giebt dasselbe wieder ab an 2 Venen, die bis zur Basis der Kieme zurückverlaufen, um dort wieder mit anderen Gefässen in den venösen Sinus der Niere einzumünden, von wo es zum zweiten Male durch das zuführende Gefäss in die Kieme gelangt. Es gelangt also nicht alles venöse Blut, das durch die Kiemenarterie der Kieme zugeführt wird, in die Kiemenblättchen und zur Athmung, sondern ein Theil desselben durchströmt die „Blutdrüse", um, wieder ungeathmet, zum venösen Kiemenherzen zurückzukehren. Gewisse feine Verästelungen der zuführenden Kiemengefässe dienen ferner zur Ernährung der Kieme und ihrer Aufhängemembranen. Ihr Blut kehrt durch ein besonderes Gefäss, das der Kiemenarterie an ihrer Vorderseite parallel läuft, zum venösen Sinus zurück.

Ein kräftiger Nerv tritt von der Basis in die Kieme ein und verästelt sich in ihr. Ein Muskel breitet sich auf der Oberfläche der Blutdrüse aus, und eine besondere Musculatur ermöglicht die Contractionen des abführenden Hauptgefässes der Kieme.

Die Kiemen der Octopoden weichen in ihrem Bau beträchtlich, doch nicht wesentlich, von denen der Decapoden ab. Der Kiemenkanal ist viel geräumiger. Die Kiemenblättchen sind nicht nur gefaltet, sondern selbst wieder mit auf beiden Seiten alternirenden Lamellen besetzt, die selbst wieder auf beiden Flächen alternirend stehende Lamellen 2. Ordnung und diese 3. Ordnung und so fort, bis zu Lamellen 7. Ordnung tragen. So wird jedes Kiemenblättchen zu einem sehr complicirt gefalteten oder gefiederten Gebilde mit ausserordentlich stark vergrösserter Oberfläche.

Bei Nautilus sind die 4 Kiemen nicht durch ein Aufhängeband an der Wand des Eingeweidesackes befestigt, sondern ragen frei in die Mantelhöhle vor.

## B. Adaptive Kiemen.

Die Scaphopoden und viele Gastropoden besitzen keine ächten Ctenidien. Die Ctenidien sind, als Wasserathmungsorgane, verschwunden bei den wenigen luftathmenden Prosobranchiern und bei fast allen Pulmonaten; ferner haben sie innerhalb der Gruppe der Docoglossen unter den niederen Prosobranchiern allmählich den Mantelrandkiemen Platz gemacht. Welches aber die Ursache ihres Verschwindens bei den im Wasser lebenden Opisthobranchiern (incl. die ctenidienlosen Formen der Pteropoden) war, lässt sich zur Zeit nicht sagen, um so weniger, als bei den meisten Opisthobranchiern an Stelle der verschwundenen Ctenidien neue, mit diesen morphologisch nicht vergleichbare, adaptive Kiemen auftreten. Ja es können (Pneumoderma) solche Kiemen schon auftreten, bevor die ächten Ctenidien geschwunden sind. Wenige Prosobranchier (Lepetidae unter den Docoglossen, Firoloida unter den Heteropoden), manche Opisthobranchier und die Scaphopoden besitzen überhaupt keine Kiemen, weder adaptive noch ächte. Hier erfolgt die Athmung offenbar an verschiedenen, geeigneten Stellen der Körperoberfläche, und vielfach, wo neben Kiemen grössere Epipodial-, Parapodial- oder Mantelausbreitungen vorkommen, mögen diese eine accessorische Rolle bei der Athmung spielen.

Adaptive Kiemen finden wir bei den meisten Ascoglossa und den Nudibranchia und, wie oben schon gesagt wurde, bei einigen gymnosomen Pteropoden. Bei letzteren bestehen sie aus unansehnlichen, gefransten oder ungefransten Leisten am hinteren Körperende von verschiedener Form, deren Besprechung kein genügendes vergleichend-anatomisches Interesse darbietet. Ueber die Kranzkiemen der Docoglossen siehe oben p. 134.

Die Hauptformen der adaptiven Kiemen der Nudibranchier sind: 1) die Analkiemen der Dorididae; 2) die rechts- und linksseitigen Längsreihen von Kiemenblättchen unter der Mantelfalte der Phyllidiidae und Pleurophyllidiidae; 3) die Rückenanhänge oder Cerata der Nudibranchia und der meisten Ascoglossa.

### 1. Die Analkiemen (Fig. 159)

sind zierliche, meist zweizeilig gefiederte Kiemenblättchen, welche rosettenförmig den in der Mittellinie des Rückens hinter der Körpermitte gelegenen After der Dorididae umstellen. Zugleich mit diesen Analkiemen können noch Cerata vorkommen (Polyceratidae). Die Ansicht, nach welcher die Analkiemen Ctenidien sind, entbehrt zur Zeit hinreichender Begründung.

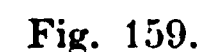
### 2. Die rechts- und linksseitigen Längsreihen von Kiemenblättchen (Fig. 22)

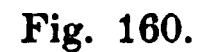
der Phyllidiidae und Pleurophyllidiidae stehen zu dem (fehlenden) Ctenidium in einem ähnlichen Verhältnisse wie die entsprechenden, früher schon besprochenen Bildungen der Patelliden zu dem ächten (bald fehlenden, bald vorhandenen) Ctenidium. Es handelt sich um zahlreiche kleine, von der Unterseite der den Körper umziehenden Mantelfalte in die niedrige Mantelhöhle vorspringende Lamellen, die entweder in einer

einzigen, sich in der ganzen Länge der Mantelfalte erstreckenden, nur vorn unterbrochenen Reihe stehen (Phyllidia), oder die Reihe ist auch hinten unterbrochen (Pleurophyllidia), oder die Kiemenblättchen sind jederseits auf das Hinterende der Mantelfalte beschränkt (Hypobranchiaea = Corambe). Dermatobranchus ist eine kiemenlose Gattung.

3. Die Rückenanhänge (Cerata, Fig. 20 und 160)

sind sehr verschieden gestaltete, bald einfache und bald verästelte, in grösserer oder geringerer Anzahl vorhandene, verschiedenartig angeordnete Fortsätze. An ihrer Spitze findet man häufig (Aeolididae) eine Cnidophorentasche, in welcher Nesselzellen mit Nesselkapseln zur Ausbildung gelangen. Diese Cnidophorentasche ist nach neueren Untersuchungen entodermalen Ursprungs (früher als Ektodermeinstülpung angesehen), indem sie mit Divertikeln des Darmes (der Verdauungsdrüse) in Verbindung


Fig. 159.


Fig. 160.

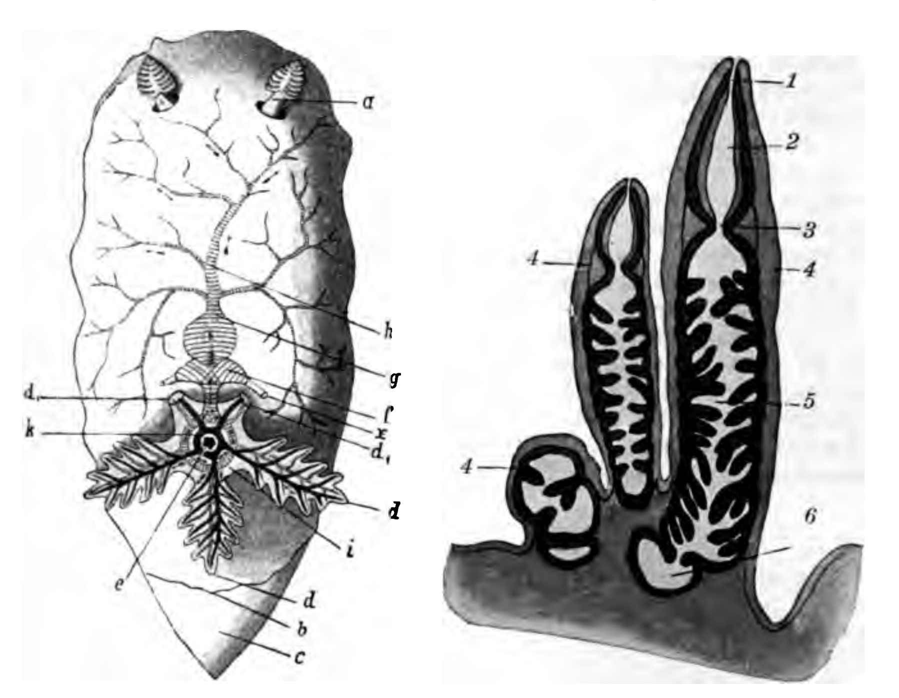



Fig. 159. **Doris, Respirations- und Circulationssystem**, nach LEUCKART, Wandtafeln. *a* Rhinophoren, *b* hinterer Rand des Eingeweidesackes, *c* Fussende, *d* Kiemenfeder, $d_1$ zwei abgeschnittene Kiemenfedern, *e* After, *f* Vorhof, *g* Kammer des Herzens, *h* Aorta, *i* abführendes Ringgefäss (Ringvene) um den After, enthält das aus der Kieme zurückströmende arterielle Blut und führt es durch das abführende Kiemengefäss (Kiemenvene) in den Vorhof, *k* zuführendes Ringgefäss (Ringarterie), enthält aus dem Körper kommendes venöses Blut, *x* zwei Gefässstämme, welche venöses Blut direct zum Herzen führen.

Fig. 160. **Schnitt durch drei junge Cerata von Aeolis papillosa**, nach HECHT, 1896. Man sieht die Verbindung der Cnidophorentasche mit den Divertikeln der Verdauungsdrüse, die sich in die Rückenanhänge hinein erstrecken. *1* Aeussere Mündung der Cnidophorentasche, *2* Cnidophorentasche, *3* Verbindung der Cnidophorentasche und des Divertikels der Verdauungsdrüse *5*, *4* Rückenanhänge (Cerata), *6* Intestinum.

steht und aus diesen auch hervorgegangen ist. Weil die Taschen selbst sich nach aussen öffnen, steht also auch der Darm, resp. seine Divertikel, an diesen Stellen mit der Aussenwelt in Communication. An Stelle von Cnidophorentaschen treten in den Cerata hie und da stark entwickelte Drüsen auf, die dann ebenfalls die Rolle von Schutzeinrichtungen spielen. Die Cerata sind meist schön und auffallend gefärbt und gezeichnet. Sie mögen bald, vermöge ihrer Farbe und Form, die Rolle von schützenden, verbergenden Einrichtungen, bald bei dem Zusammentreffen von auffallenden Farben und Nesselzellentaschen die Rolle von Warnzeichen spielen. Häufig brechen sie an ihrer Basis leicht ab (Schutzeinrichtung), und immer werden sie leicht wieder regenerirt. Sie spielen gewiss auch bei der Athmung, wie übrigens die gesammte übrige Körperoberfläche, eine Rolle, besonders wo sie stark verästelt und reich vascularisirt sind.

Ueber die morphologische Bedeutung dieser Cerata sind die Ansichten getheilt; nach einer Auffassung wären sie pedaler, nach einer anderen pleuraler Natur oder dann bald aus dem Fusse, bald aus dem Mantel hervorgegangen. Die Innervation, welche zur Entscheidung dieser Frage genau studirt wurde, hat keine sicheren Anhaltspunkte gegeben, da die Anhänge bald von pedalen, bald von pleuralen Nerven versorgt werden.

Gewisse Opisthobranchier sind gänzlich kiemenlos, so die Elysiidae, Limapontiidae, Phyllirhoidae und Hedylidae.

---

Unter den Pulmonaten kommt es bei der schalenlosen Familie der Oncidiidae gelegentlich zur Ausbildung adaptiver Kiemen. Diese Formen leben amphibisch am Meerestrande, an Stellen, die von der Fluth bedeckt werden. Sie besitzen meist eine normal entwickelte Lungenhöhle, die sich dadurch vom gewöhnlichen Verhalten unterscheidet, dass sie an das Hinterende des Körpers verlagert ist. Wenn nun die Thiere im Wasser sich aufhalten, findet die Athmung am reich vascularisirten Rückenintegument und besonders auf den hier befindlichen Rückenpapillen statt, die sich bei einigen Arten der Gattung Oncidium zu verästelten Kiemenbäumchen ausgebildet haben.

## C. Lungen.

Für die Pulmonaten, mit Ausnahme einiger Basommatophoren, ist der gänzliche Verlust des typischen Molluskenctenidiums charakteristisch, der mit der Lebensweise dieser luftathmenden Thiere zusammenhängt. Anstatt Wasser wird Luft in die vorn oder seitlich am Eingeweidesack liegende Mantelhöhle aufgenommen und aus ihr entleert. Die Mantelhöhle wird zu einer Lungenhöhle. Der freie Rand der Mantelfalte, welche die Decke der Lungenhöhle bildet, verwächst mit dem darunter liegenden Körperintegument des Nackens bis an eine rechts liegende Stelle, welche offen bleibt, und welche als ein verschliessbares Athemloch die Zu- und Abfuhr der Luft der Lungenhöhle ermöglicht. Längs der Verwachsungslinie ist der Mantelrand stark wulstförmig verdickt (Mantelwulst) und enthält hier ausserordentlich zahlreiche Kalkdrüsen. An der inneren, zarthäutigen Oberfläche des Mantels (Decke der Lungenhöhle) breitet sich ein

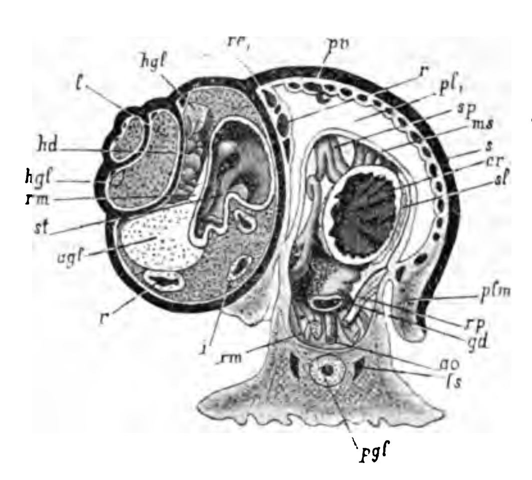



Fig. 161. **Etwas schief und vor der Columella geführter Querschnitt durch Helix,** nach HOWES, Atlas of biol. *pgl* Fussdrüse, *fs* seitlicher Blutsinus des Fusses, *ao* Kopfaorta, *gd* Uterus, *rp* Rückziehmuskel des Penis, *plm* Muskel des Mantelrandes, welch letzterer mit dem Nackenintegument verwachsen ist, *sl* Speicheldrüse, *cr* Kropf, erweiterter Oesophagus, *s* Schale, *ms* Boden der Lungenhöhle = dorsales Integument des hinteren, vom Mantel bedeckten Nackenabschnittes, *sp* Stiel des Receptaculum seminis, $pl_1$ Lungenhöhle, *pv* zuführende Lungengefässe, $re_1$ Harnleiter, *r* Rectum, *hgl* Zwitterdrüse, *l* Verdauungsdrüse, *hd* Zwittergang, *rm* Spindelmuskel, *agl* Eiweissdrüse, *i* Darm, *st* Magen.

dichtes respiratorisches Blutgefässnetz aus. Eine Vene, die Ringvene, verläuft dem Mantelwulst entlang. Aus ihr entspringen zahlreiche am Mantel sich ausbreitende, feine, anastomosirende Gefässe. Aus dem Netzwerk dieser feineren Gefässe sammeln sich wieder grössere Stämme, welche in die grosse, dem Rectum ungefähr parallel verlaufende Lungenvene eintreten, die auf der rechten Seite

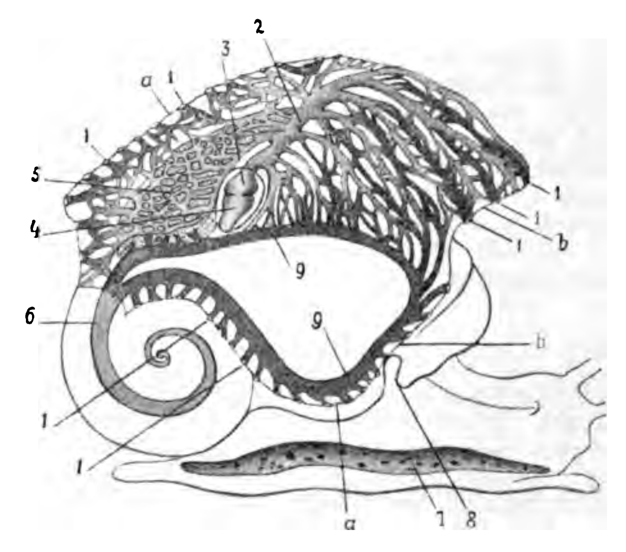



Fig. 162. **Helix.** Die Lungendecke dem Rectum und ihrem mit dem Nacken verwachsenen Rand entlang durchschnitten und zurückgeklappt, zur Demonstration des Blutgefässsystems, nach HOWES. Die Lungenvenen sind hell, die zuführenden Lungengefässe und venösen Sinusse dunkel gehalten. *aa*, *bb* Zusammengehörige Schnittränder, *1* zuführende Lungengefässe, welche ihr (venöses) Blut aus dem grossen venösen Ringsinus *9* beziehen. Dieser letztere erhält sein Blut aus den grossen Körpersinussen, von denen der des Eingeweidesackes *6* und der rechte Fusssinus *7* dargestellt sind. Die abführenden Lungengefässe sammeln das an der Lungendecke arteriell gewordene Blut und führen es durch die Lungenvene *2* zum Vorhof *3* des Herzens. *4* Herzkammer, *5* Nierenkreislauf, *8* Athemloch.

der Lungendecke, links vom Rectum nach oben und hinten verläuft, um in den Vorhof des Herzens einzumünden. Die Ringvene enthält venöses Blut, die Lungenvene enthält Blut, das in dem Gefässnetz der Lungendecke bei der Athmung arteriell geworden ist und nun dem Vorhof des Herzens zugeführt wird.

Da bei den meisten Pulmonaten, wie bei den Prosobranchiern, das Athmungsorgan (mit der Mantelhöhle, in der es liegt) vor dem Herzen gelegen ist, so sind diese Pulmonaten prosopneumon. Ueber die Opisthopneumonie, welche bei einigen Pulmonaten in Folge der Verlagerung des Eingeweidesackes und des Mantels an das hintere Körperende entstanden ist, vergleiche Abschnitt V, p. 115.

Gewisse Pulmonaten (Limnaeiden) haben sich wieder an das Leben im Wasser angepasst, aber sie athmen wie die Landformen und steigen von Zeit zu Zeit zum Luftholen an die Oberfläche des Wassers. Immerhin ist ihre Athemhöhle in der Jugend mit Wasser erfüllt, und sie sind dann wasserathmend. Bei einer Tiefseeform des Genfersees, Limnaea abyssicola, findet diese Wasserathmung zeitlebens statt; die in keiner Weise modificirte „Lungenhöhle" ist hier beständig mit Wasser erfüllt; ebenso verhält sich Planorbis nautileus (= cristatus). Endlich giebt es eine Reihe primitiver Pulmonaten (Chilina, Gadinia, Amphibola), bei denen die Mantelhöhle auch, zum mindesten zeitweise, mit Wasser statt mit Luft erfüllt ist. Chilina zeichnet sich auch dadurch aus, dass hier das Athemloch noch sehr weit ist und nicht, wie bei den anderen Lungenschnecken, verschlossen werden kann; bei Chilina und Gadinia fehlt ein respiratorisches Gefässnetz an der Decke der Mantelhöhle. Bei den meisten dieser amphibisch oder aquatil lebenden Pulmonaten spielt übrigens die Hautathmung zum mindesten eine so bedeutende Rolle wie die Lungenathmung.

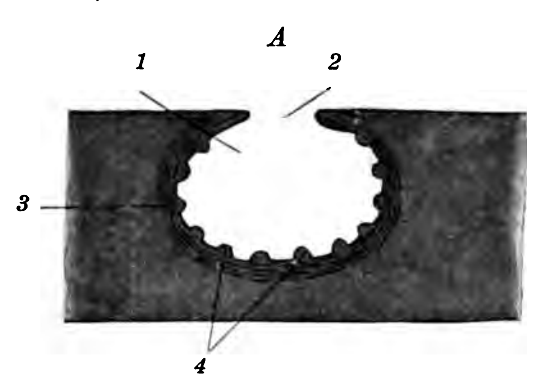
Ueber die Formen, welche noch ein Ctenidium besitzen, siehe oben p. 138.

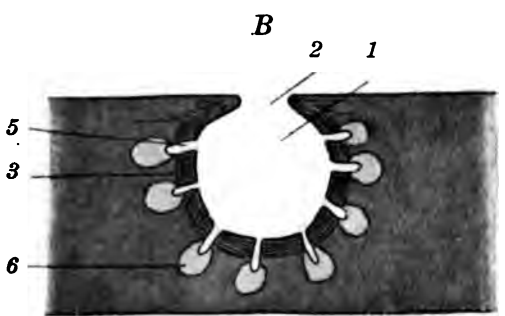
In ähnlicher Weise wie bei den Pulmonaten ist bei gewissen auf dem Lande lebenden Prosobranchiern (Cyclostoma, Cyclophorus etc.) die Athemhöhle zu einer Lungenhöhle, ihre Decke durch Bildung eines respiratorischen Gefässnetzes zu einer Lungendecke geworden. Aber es kommt hier nicht zu einer Verwachsung des Mantelrandes mit dem Integument des Nackens. Das Nähere siehe oben p. 135.

---

Eine ganz isolirte Stellung mit Rücksicht auf die Respirationsorgane nehmen die Janelliden unter den Stylommatophoren ein. Die Schale ist hier ganz rudimentär. Das Athemloch liegt auf der Rückenseite, der Medianlinie genähert, und führt in eine sehr kleine Mantelhöhle, deren Wände ganz glatt sind und keine Spur von einem respiratorischen Gefässnetz zeigen. Dafür öffnen sich in die Mantelhöhle zahlreiche kurze Divertikel, von denen ein jedes in mehrere Röhrchen ausläuft, die sich wieder stark verästeln und deren Endverzweigungen alle blind geschlossen sind. Das ist das eigentliche Athmungsorgan, das, weil es an das Tracheensystem der Arthropoden erinnert, als Tracheal- oder Büschellunge bezeichnet worden ist.

Dieses System von Röhrchen taucht in einen weiten Blutsinus, de unter der Rückenhaut liegt und ausserdem auch die wichtigsten, sons zur Mantelhöhle in Beziehung tretenden Organe (Niere, Herz, Osphradium enthält; diese letzteren sind durch die starke Verkleinerung der Pallia höhle aus derselben hir ausgedrängt worden. De Blutsinus selbst, Rücker sinus genannt, ist nich aus dem Gefässnetz de Lunge der anderen Pul monaten hervorgeganger sondern als eine star vergrösserte Blutlacun der Rückenhaut anzu sehen. Das ergiebt sic daraus, dass die Gefäss des respiratorischen Lun gennetzes direct unter der Epithel der Mantelhöhl liegen, während diese Rückensinus von der letz teren durch eine stark Muskelschicht getrenn wird. In Folge dieser ver änderten Verhältnisse fehl ausser der Gefässlung auch eine Vena pulmonali und der Rückensinus, i dem also das Blut arteriel wird, öffnet sich direc in den Vorhof des Herzens Die Schemata Fig. 163 stel len das Verschwinden de Gefäss- und Neuauftreter der Tracheallunge dar.



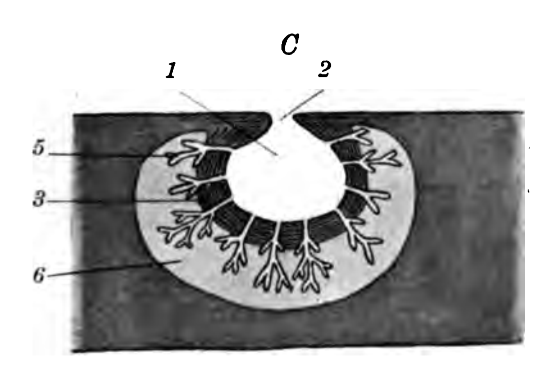




Fig. 163. **Schematische Querschnitte zur Erklärung der Entstehung de Tracheallunge der Janelliden,** nach PLATE, 1898. *A* Hypothetisches Ausgangsstadium Mantelhöhle einer Nacktschnecke mit Gefässlunge. Die Mantelhöhle ist im vorliegenden Fall schon beträchtlich kleiner als gewöhnlich. *B* Hypothetisches Zwischenstadium. Die Gefässlung ist bereits verschwunden, dafür hat sich das Epithel der Mantelhöhle zu zahlreichen Diver tikeln ausgestülpt, welche die Muskelwand der Mantelhöhle durchbrechen und um dere blindgeschlossene Enden sich kleine Lymphräume gebildet haben. *C* Mantelhöhle de Janelliden mit Tracheallunge. Die Divertikel sind stark verästelt, und die Lymphräum des Stadiums *B* haben sich zu einem gemeinsamen grossen Rückensinus vereinigt. *1* Mantel höhle, *2* Athemloch, *3* Muscularis der Mantelhöhle, *4* Gefässlunge. *5* Divertikel des Mantel höhlenepithels, in *C* Tracheallunge, *6* Lymphräume, in *C* Rückensinus.

---

Bei der grossen Varia tion, welche die Athmungs organe bei den Mollusker speciell bei den Gastro poden zeigen, empfiehlt e sich, das Gesagte tabel larisch zu recapituliren:

| | | |
|---|---|---|
| **Kl. Amphineura:** | Ordg. Placophora: | Zahlreiche, zweizeilig gefiederte Ctenidien. |
| | Ordg. Aplacophora: | Chaetoderma mit 2 zweizeilig gefiederten Ctenidien, sonst Athmungsorgane rückgebildet oder verschwunden. |
| **Kl. Gastropoda:** | Ordg. Prosobranchia: | |
| | Unterordg. Diotocardia: | Zygobranchia: 2 zweizeilig gefiederte Ctenidien. |
| | | Azygobranchia: |
| | | Allgemein: ein zweizeilig gefiedertes Ctenidium. |
| | | Speciell: Ctenidium umgebildet, theilweise Lungenathmung: einzelne Neritinaarten. Ctenidium verschwunden, Gefässlunge: Helicinidae. |
| | | Docoglossa: ein zweizeilig gefiedertes Ctenidium, daneben Uebernahme der respiratorischen Function durch den Mantelrand: Acmaeidae. |
| | | Kein Ctenidium, Mantelrandkieme: Patellidae. |
| | | Keine speciellen Athmungsorgane: Lepetidae. |
| | Unterordg. Monotocardia: | Allgemein: ein einzeilig gefiedertes Ctenidium. |
| | | Speciell: ein zweizeilig gefiedertes Ctenidium: Valvata. |
| | | Ein einzeilig gefiedertes Ctenidium und eine Gefässlunge: Ampullaria. |
| | | Ctenidium umgebildet, theilweise Lungenathmung: Littorina, Cremnoconchus. |
| | | Ctenidium ganz rudimentär oder verschwunden, Gefässlunge: Cerithidea, Cyclophoridae, Cyclostomatidae, Aciculidae, Geomelania. |
| | | Ohne besondere Athmungsorgane: Firoloida. |
| | Ordg. Opisthobranchia: | |
| | Unterordg. Tectibranchia: | Allgemein: ein Ctenidium, bald ein- oder zweizeilig gefiedert, meist aber gefaltet. |
| | | Speciell: ein Ctenidium und adaptive Kiemen: einzelne Pteropoda gymnosomata. |
| | | Kein Ctenidium, aber adaptive Kiemen: einzelne Pteropoda gymnosomata. |
| | | Keine speciellen Athmungsorgane: einige Pteropoda gymnosomata, meiste thecosomata. |
| | Unterordg. Ascoglossa: | Ein Ctenidium, einzeilig gefiedert: Oxynoëidae. |
| | | Adaptive Kiemen (Cerata): Hermaeidae. |
| | | Ohne specielle Athmungsorgane: Elysiidae, Limapontiidae. |

| | | |
|---|---|---|
| | Unterordg. Nudibranchia: | Allgemein: adaptive Kiemen (Analkiemen, Cerata, Kiemenblättchenreihen). Speciell: keine besonderen Athmungsorgane: Phyllirhoidae. |
| | Ordg. Pulmonata: | |
| | Unterordg. Basommatophora | Allgemein: Gefässlunge. Speciell: ein Ctenidium, z. Th. auch Gefässlunge: Miratesta, Isidora, Protancylus, Planorbis, Ancylus (ohne Lungenhöhle). Kein Ctenidium, Mantelhöhle Wasser aufnehmend, Gefässlunge z. Th. fehlend: Amphibola, Gadinia, Chilina, Planorbis nautileus, Limnaea abyssicola. |
| | Unterordg. Stylommatophora: | Allgemein: Gefässlunge. Speciell: Gefässlunge und adaptive Kiemen: einige Oncidiidae. Trachealunge: Janelliden. |
| Kl. Scaphopoda: | Keine specifischen Respirationsorgane. | |
| Kl. Lamellibranchia: | Allgemein: 2 Ctenidien, ursprünglich zweizeilig gefiedert: Protobranchia, sonst aber zu Faden- oder Blattkiemen umgewandelt (Fili-, Pseudolamelli- und Eulamellibranchia) oder secundär wieder reducirt: Septibranchia. | |
| Kl. Cephalopoda: | Ordg. Tetrabranchia: | 2 Paar Ctenidien. |
| | Ordg. Dibranchia: | Ein Paar Ctenidien. |

## VII. Die Hypobranchialdrüse.

(Schleimdrüse der Prosobranchier, Epithelschild der Pteropoden etc., Analdrüse etc.)

ist bei den Mollusken ein weit verbreitetes Mantelorgan, welches überall in der Nähe des Ctenidiums, an dessen Basis oder zwischen ihm und dem Rectum, vorkommt. Man vergleiche bezüglich ihrer Lage und Verbreitung den Abschnitt V.

Im Einzelnen ist die Drüse von sehr wechselnder Gestalt, sie ist aber nie eine vielzellige folliculäre oder tubulöse Drüse mit Ausführungsgang, sondern sie stellt ursprünglich nur eine geringere oder grössere Strecke des Epithels der Mantelhöhle (gewöhnlich an der Innenfläche des Mantels) dar, in welcher besonders zahlreiche epitheliale Drüsenzellen vorkommen. In diesem Zustande ist sie von der Umgebung wenig scharf abgegrenzt. Sie kann sich aber schärfer localisiren, eine bestimmte Gestalt annehmen, und dann kann sich das Drüsenepithel behufs Vergrösserung der secernirenden Oberfläche in Falten legen, die bald dichter, bald weniger dicht gedrängt in die Mantelhöhle vorragen. Die Drüse sondert eine oft sehr reichliche Masse von Schleim ab. Die Purpurdrüse gewisser Prosobranchier (Purpura, Murex, Mitra) ist eine Hypobranchialdrüse, deren unmittelbar nach der Ent-

leerung farbloses oder schwach gefärbtes Schleimsecret unter dem Einfluss des Lichtes violett oder roth wird. Bei Purpura zerfällt die Hypobranchialdrüse in 2 Theile von etwas verschiedener Structur.

Die Function der Hypobranchialdrüse ist nicht sicher festgestellt. Sie mag übrigens je nach dem einzelnen Fall verschiedenen Aufgaben dienen. Gewisse Beobachtungen lassen darauf schliessen, dass sie bei der Eiablage eine Rolle spielt, indem sie sich bei der Bildung von Eihüllen betheiligt. Man hat auch die Nidamentaldrüsen der Cephalopoden als Hypobranchialdrüsen gedeutet. Andererseits lässt sich bei den Gastropoden constatiren, dass beim Uebergang von der Wasserathmung zur Luftathmung sich gleichzeitig mit dem Ctenidium und Osphradium die Hypobranchialdrüse reducirt und schliesslich verschwindet. Sie fehlt auch allen Pulmonaten (ausgen. Amphibola). Daraus hat man geschlossen, dass das Secret dieser Drüse dazu bestimmt sei, die zarte Kieme vor Verletzung durch Fremdkörper zu schützen.

## VIII. Der Kopf.

Wenn man unter Kopf einen vorderen, vom Rumpfe mehr oder weniger deutlich abgesetzten Körpertheil versteht, welcher den Mund und specifische Sinnesorgane trägt, so besitzen unter den Mollusken die Lamellibranchier keinen Kopf. Sie sind deshalb auch als Acephala den übrigen kopftragenden Mollusken gegenübergestellt worden. Das Fehlen eines Kopfes bei den Lamellibranchiern darf nicht als ein primärer Zustand betrachtet werden, sondern ist auf Rechnung ihrer im Allgemeinen limicolen Lebensweise, ganz besonders aber auf Rechnung der starken und eigenthümlichen Entfaltung des Mantels und der Schale zu setzen, welche das von ihnen eingeschlossene vordere Körperende mit dem Munde der directen Beziehung mit der Aussenwelt entrücken und specifische Sinnesorgane an dieser Stelle unnütz machen. Bei solchen Mollusken, die ihre Nahrung aufsuchen und direct erfassen und zerkleinern, leistet ein vorragender Kopf als Träger von Sinnesorganen aussen und einer Mundbewaffnung innen gute Dienste. Die Muscheln aber sind auf kleine, in die Mantelhöhle hineingestrudelte Nahrungspartikelchen, die durch Flimmerbewegung dem Munde zugeführt werden, angewiesen, so dass eine Mundbewaffnung unnütz ist.

Bei den Cephalopoden verstärkt sich der Kopf durch Incorporation des zum Erfassen der Beute zweckdienlich umgestalteten Fusses (Armkranzes) zum Kopffuss, an welchem jederseits vorn das grosse, hoch entwickelte Auge liegt. Der Kopffuss ist durch den Nacken vom Rumpfe (Eingeweidesack) mehr oder weniger deutlich abgesetzt.

Alle Gastropoden mit sehr wenigen Ausnahmen besitzen einen Kopf, der vorn und unten die Mundöffnung, oben Tentakeln und Augen, und häufig asymmetrisch auf der einen (meist rechten Seite) eine Geschlechtsöffnung oder ein Begattungsorgan trägt. Dieser Kopf ist ventral von dem hinter ihm liegenden Fusse durch eine Furche deutlich abgesetzt, während er dorsal allmählich, ohne scharfe Grenze in den Nacken übergeht.

Der Kopf der Gastropoden erheischt eine nähere Besprechung.

## A. Prosobranchia.

Der Kopf trägt überall Tentakel, welche solide, nicht einstülpba sondern einfach contractile Fortsätze der Kopfwand darstellen. Nur ganz seltenen Fällen verschwinden die Tentakel secundär wieder (C vella, Homalogyra). Wir dürfen annehmen, dass ursprünglich 2 Pa Tentakel vorhanden sind, ein vorderes und ein hinteres. Das hint trägt als Augenträger oder Ommatophor an der Spitze Augen. Die meisten Diotocardier besitzen vordere Tast- und hint und äussere Augententakel.

Die Kopftentakel werden immer vom Cerebralganglion aus innerv und unterscheiden sich dadurch scharf von tentakelähnlichen Fortsätz die neben den Tentakeln am Kopfe oder Nacken vorkommen können, al dem Epipodium angehören und vom Pedal- resp. Pleuralgangli aus innervirt werden.

Bei den Docoglossa und den meisten Monotocardiern heben sich die Augententakel nicht gesondert am Kopfe, sondern scheinen mit den Tasttentakeln grösserer oder geringerer Ausdehnu verschmolzen zu sein. Zum Ausgang punkt können wir Verhältnisse ne men, wie sie bei Dolium, Stromb Rostellaria existiren. Tasttental und Augententakel sind hier an d Basis eine Strecke weit verschmolz weichen dann aber mit ihren länger oder kürzeren Enden frei auseinand (Fig. 164 B).

A B C D E F

Fig. 164. **Verhältniss der Tast- und Augententakel bei den Prosobranchiern.** Erläuterung im Text.

Wären die beiden Tentakel jederseits gleich lang und ihrer ganz Länge nach verschmolzen, so würde jederseits nur ein Tentakel entsteh welcher an der Spitze das Auge tragen würde (Terebra, C). Wenn al der mit dem Tasttentakel verschmelzende Augententakel kürzer ist dieser, so können wir das Auge an irgend einer Stelle zwischen d Spitze und der Basis des ersteren auf einem Absatze desselben antreff (D und E), welcher der Spitze des verschmolzenen Augententakels e spricht. Das Auge kann schliesslich auch ganz sitzend werden, d. neben der Basis des Tasttentakels im Kopfintegument liegen (F).

Man wird diese Serie nun allerdings nicht als eine Entwickelung reihe ansehen dürfen, in die sich die einzelnen Abtheilungen der Pro branchier ohne weiteres, von den ältesten Formen aufsteigend zu d jüngsten, einfügen lassen. Innerhalb der einzelnen Gruppen könn wiederum mancherlei Variationen eintreten; es kann z. B. vorkomm dass im Falle B (Fig. 164) das freie Ende des Tasttentakels verschwind und dass dann das Auge am scheinbar einfachen Tentakel endständ wird (Terebellum), ein Verhalten, das sich nun vom Falle C ohne weite nicht unterscheiden lässt. Es ist ferner ebenso wohl denkbar, dass z nächst durch Reduction des Ommatophors das Auge sitzend wird (Ueb gang von A direct zu F) und dass es sich dann am Tasttentakel sell in die Höhe schieben kann.

Was nun den vor den Tentakeln befindlichen, den Mund tragend Kopftheil, die Schnauze, anbetrifft, so zeigt derselbe bei den Pro branchiern eine sehr verschiedene Ausbildung.

1) Die Schnauze ist kurz, abgestutzt bei den Diotocardiern u bei zahlreichen, vorwiegend pflanzenfressenden Taenioglossen.

2) Die Schnauze ist rüsselförmig verlängert (Rostrum), aber dabei nur contractil, nicht einstülpbar (Strombidae, Chenopidae, Calyptraeidae), oder von der Spitze einstülpbar (acrembolischer Rüssel): Cypraeidae, Lamellariidae, Naticidae, Scalariidae, Solariidae, Pyramidellidae, Eulimidae.

3) Die Schnauze ist zu einem langen Rüssel (Proboscis) umgewandelt, an dessen vorderem Ende der Mund liegt. Dieser Rüssel ist so einstülpbar, dass die eingestülpte Basis desselben als Rüsselscheide den nicht eingestülpten vorderen Theil des Rüssels enthält (pleurembolischer Rüssel). Hierher gehören fast ausschliesslich räuberische Schnecken (die Tritonidae, Doliidae und Cassididae von den Taenioglossa, die Rhachiglossa und eine Anzahl Toxiglossa).

Die meisten Monotocardier, sowie die Neritaceen unter den Diotocardiern besitzen im männlichen Geschlecht auf der rechten (selten linken) Seite des Kopfes oder des Nackens, unweit des rechten Tentakels einen verschieden gestalteten, nicht einstülpbaren Penis, der aber in den meisten Fällen morphologisch dem Fusse angehört (vom Pedalganglion aus innervirt wird), seltener einen Kopfanhang darstellt (und dann vom Cerebralganglion aus innervirt wird) [Fig. 116]. Gelegentlich (Ampullaria) kann das Organ am Mantel auftreten.

Der Kopf der Heteropoden trägt 2 (selten rudimentäre: Pterotrachea) Tentakel. Die Augen sind sitzend oder liegen auf kleinen Höckern neben der Tentakelbasis, an ihrer Aussen- und Hinterseite. Der Kopf verlängert sich vor den Tentakeln zu einer ansehnlichen, rüsselförmigen, nicht einstülpbaren Schnauze.

### B. Opisthobranchia.

In dieser Abtheilung der Gastropoden zeigt der Kopf ausserordentlich verschiedenartige Formverhältnisse, die hier nicht im Einzelnen besprochen werden können. Er trägt gewöhnlich 2 Paar Tentakel, von denen die hinteren, als Rhinophoren bezeichneten, vielleicht im Dienste der Geruchswahrnehmung stehen. Die Oberfläche dieser letzteren erscheint oft durch Bildung von Ringfalten u. s. w. vergrössert, und sie erheben sich oft auf dem Grunde von Gruben, in die sie zurückgezogen werden können (Fig. 159). Der Kopf verlängert sich nur äusserst selten zu einem Rüssel oder einer rüsselartigen Schnauze. Die Augen sind sitzend.

Unter den Tectibranchiern sind die Cephalaspidea durch eigenthümliche Verhältnisse des Kopfes ausgezeichnet. Der Kopf trägt nämlich auf der Rückenseite eine flache, fleischige Scheibe, die Kopf- oder Fühlerscheibe (Fig. 11 und 12), die man als aus der Verschmelzung der Fühler hervorgegangen betrachtet und die in ihrer Gestalt vielfach an das Propodium der Naticidae oder Olividae unter den Prosobranchiern erinnert. Die Kopfscheibe trägt auf der Rückenseite die sitzenden Augen und schiebt sich mit ihrem bisweilen in 2 seitliche, tentakelförmige Zipfel auslaufenden Hinterlappen hier und da über den Vordertheil der Schale hinüber. Im Einzelnen ist auch diese Kopfscheibe sehr verschiedenartig gestaltet.

Unter den Nudibranchiern wollen wir aus der Fülle verschiedenartiger Formen nur 2 Extreme herausgreifen: Tethys und Phyllirhoë.

Bei Tethys bildet der Kopf eine grosse, annähernd halbmondförmige, flach ausgebreitete Scheibe mit gefranstem Rande, die auf der

Oberseite die 2 conischen, in weite Scheiden zurückziehbaren Rhinophoren trägt.

Bei Phyllirhoë (Fig. 21) setzt sich der Kopf in eine kurze, rüsselförmige Schnauze fort. Er trägt nur 2 sehr lange, gebogene Fühler, deren Basis von einer Hautfalte umgeben ist und die als Rhinophoren betrachtet werden.

Pteropoda gymnosomata. Der Kopf ist gesondert und trägt 2 Paar Tentakel, nämlich ein Paar Lippen- und ein Paar Nackententakel. Das erstere entspricht den vorderen, das letztere den hinteren Tentakeln oder Rhinophoren der Tectibranchia, speciell der Aplysiidae. Die Nackententakel sind im Allgemeinen klein oder rudimentär, an ihrer Basis liegt ein Augenrudiment.

Fast alle Gymnosomen besitzen als exquisit räuberische Schnecken eine von der Spitze vollständig einstülpbare, rüsselförmige Schnauze, die an ihrer Basis (im ausgestülpten Zustande) Buccalanhänge trägt, welche vom Cerebralganglion aus innervirt werden. Es herrschen bestimmte compensatorische Beziehungen zwischen der rüsselförmigen Schnauze und den Buccalanhängen.

1) Der Rüssel ist ausserordentlich lang, Buccalanhänge fehlen (Clionopsis).

2) Der Rüssel ist mässig lang und trägt an der Basis Saugnäpfe oder ein Paar lange, mit Saugnäpfen besetzte Anhänge (Pneumodermatidae) (Fig. 16 und 17).

3) Der Rüssel ist kurz. Vordere Tentakel lang. An der Basis des (ausgestülpten) Rüssels 3 Paar conische Fortsätze (Kopfkegel) mit besonderen Nervenendigungen und Drüsen, deren klebriges Secret die Beute befestigt (Clionidae).

4) Der Rüssel fehlt. Jederseits vom Munde ein langer, dehnbarer Buccalanhang, der an seiner Basis den Lippententakel trägt.

Pteropoda thecosomata. Kopf meist undeutlich gesondert ohne einstülpbare Schnauze; nur ein Paar Tentakel, die den Rhinophoren entsprechen und bisweilen an ihrer Basis in Scheiden stecken. Der linke Tentakel kann rudimentär werden. Bei den Thecosomata liegt das männliche Begattungsorgan auf der Oberseite des Kopfes in der Nähe der Tentakel.

## C. Pulmonata.

Der Kopf der Pulmonaten ist ventralwärts vom Fusse abgesetzt geht aber dorsalwärts und seitlich ohne Grenze in den Nacken über. Er trägt 2 oder 4 Tentakel. Die Stylommatophoren (Landpulmonaten haben im allgemeinen 4 Tentakel (Fig. 165), ein vorderes und ein hinteres Paar. In einzelnen Fällen (Vertigo, Janelliden, Oncidiiden) fehlt das vordere Paar. Das hintere, gewöhnlich längere trägt an der Spitze die Augen. Die Tentakel sind hohle Röhren, deren mit Blut erfüllter Hohlraum mit den Bluträumen des Kopfes communicirt. Sie sind von der Spitze an vollständig in den Kopf zurückstülpbar, indem besondere Muskeln als Retractoren wirken, die aus dem Kopf in die Tentakelhöhle eintreten und in dieser bis an die Spitze der ausgestülpten Tentakel verlaufen.

Die Basommatophoren (Wasserpulmonaten) haben nur ein Tentakelpaar. Die Tentakel sind meist dreieckig-zipfelförmig, nicht hohl und nicht einstülpbar, sondern bloss contractil. Die Augen liegen an ihrer Basis, auf der inneren Seite.

Es ist von Interesse, zu wissen, dass bei einer Form aus der Familie der Auriculiden, welche Familie vielleicht zwischen Basommatophoren und Stylommatophoren steht, jedenfalls aber eine sehr primitive Gruppe von Pulmonaten repräsentirt, dass bei Auricula myosotis vor den gewöhnlichen Basommatophorententakeln noch ein sehr kleines Tentakelpaar vorkommt, das vermutlich den vorderen Stylommatophorententakeln entspricht (Fig. 166).

Fig. 165.

Fig. 166.

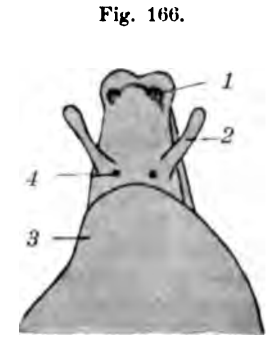



Fig. 165. **Kriechende Helix**, von vorn, mit ausgestreckten Fühlern, nach HOWES, Atlas of biol. *s* Schale, $t_1$ Augtententakel, *t* vordere Tentakel, *m* Mund, $l_1$, $l_2$ Lippen.

Fig. 166. Kopf von **Auricula myosotis**, von oben gesehen, nach PELSENEER, 1894. *1* Rudimentärer vorderer Tentakel, *2* hinterer Tentakel, *3* Schale, *4* Auge.

Bei den merkwürdigen kiementragenden Limnaeiden (Miratesta, Isidora, Protancylus) haben die Tentakel eine ganz besondere Form. Sie stellen eine hinten und unten offene Tasche dar, welche von zwei nach Art von Augenlidern gebildeten Falten umschlossen wird. An der vorderen Verbindungsstelle dieser Falten erhebt sich eine Fühlergeissel, an deren Basis das Auge sitzt. Im Grunde der Tasche liegt ein Ganglion. Bei Limnaea ist nur noch das Ganglion an der Fühlerbasis vorhanden. (Fig. 25).

Bei vielen Pulmonaten ist die Oberlippe jederseits lappenförmig ausgezogen, so dass man von besonderen Mundlappen sprechen kann; in manchen Fällen sind diese Lappen besonders stark entwickelt (manche Limnaeiden und Auriculiden unter den Basommatophoren, gewisse Bulimiden, Oncidiiden, Glandina unter den Stylommatophoren); man bezeichnet sie dann als Lippentaster oder Lippensegel. Dieser Lippentaster ist z. B. bei Glandina sehr beweglich und der Sitz eines sehr feinen Tastgefühls. Da sich die Mundlappen embryonal ganz wie die 2 Tentakelpaare anlegen, sind sie ebenfalls als Tentakelpaar (vorderstes) aufgefasst worden.

Rechtsseitig, hinter dem rechten Tentakel, liegt die gemeinsame Geschlechtsöffnung oder, wenn männliche und weibliche Oeffnungen getrennt sind, die männliche Geschlechtsöffnung.

## Scaphopoda (Fig. 176).

Vor und über dem Fusse ragt vom Rumpfe eine ei- oder tonnenförmige, nicht einstülpbare Schnauze nach vorn und unten in die Mantelhöhle vor. An ihrem Ende liegt der Mund, umgeben von einem

Kranze am Rande gezackter, eichblattförmiger Mundlappen. Bei Siphonodentalium fehlen diese.

An der Grenze zwischen der Basis des Fusses und der Basis dieser Schnauze, rechts und links vom Cerebralganglion, hebt sich jederseits vom Körper ein schildförmiger Lappen ab, der längs einer breiten, von oben nach unten verlaufenden Linie angeheftet ist. Der Schild ragt über die Insertionslinie, die mehr seinem vorderen Rande genähert liegt, nach allen Seiten hinaus. Von ihm entspringen sowohl von der Aussen-, wie von der Innenfläche zahlreiche faden- oder wurmförmige, drüsige, äusserst bewegliche Anhänge, Tentakel oder besser Captacula genannt, die weit aus der unteren Mantelöffnung vorgestreckt werden können (Fig. 167).

Ein solches Tentakelschild mit seinen Captacula wird als das Homologon eines Gastropodententakels betrachtet. Dafür spricht ausser der Lage die Innervirung (vom Cerebralganglion aus) und die embryonale Entwickelung. Das ganze Gebilde wird als Höcker angelegt, wächst cylindrisch aus und gleicht auf diesem Stadium einem Schneckenfühler; erst nachträglich entstehen, indem der Rand sich franst, die Captacula oder Tentakel im engeren Sinne.

Das Ende der Tentakel ist löffelförmig angeschwollen und kann sich wie ein Saugnapf an fremde Gegenstände anlegen. Die Endanschwellung ist ringsum bewimpert, trägt aber in der Vertiefung besonders lange Wimperhaare; das Wimperkleid zieht sich auch als discontinuirlicher, in einzelne Felder gegliederter Wimperstreifen den Tentakeln entlang bis an ihre Basis hin. Ausser den ausgebildeten Tentakeln finden sich solche auf allen Stadien der Entwickelung. Diese erheben sich hauptsächlich auf der Innenfläche des Tentakelschildes. Die Tentakel fallen leicht ab oder werden bei schädigenden äusseren Einflüssen abgestossen und wieder regenerirt. Sie dienen wohl in erster Linie als Tastorgane und als Organe zum Ergreifen von Nahrungspartikelchen (Foraminiferen u. a.). Ausserdem mag die durch sie bedingte Oberflächenvergrösserung bei dem Mangel localisirter Kiemen der Athmung zu Gute kommen. Die Tentakel werden durch den Stiel des Tentakelschildes hindurch von den Cerebralganglien aus innervirt.

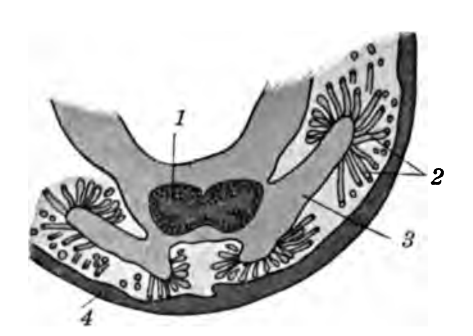



Fig. 167. **Querschnitt durch die Cerebralganglien und Tentakelschilder von Dentalium dentale,** nach PLATE, 1892. (Schematisirt.) *1* Cerebralganglion, *2* Tentakel (Captacula), *3* Tentakelschild, *4* Mantel.

## Cephalopoda.

Bei Nautilus findet sich jederseits ein Tentakel über und ein Tentakel unter dem Auge. Es wurde die Ansicht geäussert, dass diese Tentakel den 2 Tentakelpaaren der Gastropoden entsprechen. Neuere Untersuchungen machen es wahrscheinlich, dass sie dem Fusse ange-

hören. Ihr Bau ist ein ähnlicher wie derjenige der Fusstentakel; ferner werden sie von den Pedalganglien aus innervirt, allerdings von denjenigen Theilen dieser Ganglien, die direct an den Cerebralstrang angrenzen. Vielleicht haben wir in den zwei kleinen, eigentlichen Geruchstentakeln die Homologa der hinteren Tentakel oder Rhinophoren der Schnecken (Opisthobranchier) zu suchen. (Weiteres siehe unter Fuss und Sinnesorgane.)

## IX. Die Mundlappen der Lamellibranchier.

Die Mundöffnung der Lamellibranchier setzt sich rechts und links in eine Rinne fort, welche an der Oberfläche des Rumpfes nach hinten verläuft bis an das vordere Ende der Kiemenbasis oder bis in die Nähe desselben. Diese Rinne wird begrenzt durch zwei vorspringende Leisten, eine obere und eine untere. Die beiden oberen Leisten bilden da, wo sie von den Seiten her am Munde ineinander übergehen, eine Art Ober-, die zwei unteren eine Art Unterlippe. Die von den Leisten begrenzte Rinne dient dazu, die Nahrungspartikelchen, welche an den Kiemen durch Flimmerbewegung herbeigespült worden sind, dem Munde zuzuführen.

Die Rinne ist natürlich um so länger, je weiter das Vorderende der Kiemen vom Munde entfernt ist, um so kürzer, je geringer dieser Abstand ist.

Nun verlängern sich die beiden Leisten, welche die Rinne zwischen sich fassen, bei den Muscheln in ihrem hinteren Theile zu dünnen Blättern, welche in die Mantelhöhle hineinhängen. Diese Blätter, zwischen denen die Rinne zu einer engen und tiefen Spalte wird, sind die Mundlappen oder Mundsegel der Lamellibranchier. Sie haben im Allgemeinen eine dreieckige Gestalt, wobei die eine Seite des Dreiecks die Basis darstellt, mit welcher der Mundlappen dem Rumpfe aufsitzt.

Wo die Kiemen weit hinter der Mundöffnung liegen, ist diese Basis lang, wo sie nahe hinter dem Munde ihren Anfang nehmen, ist diese Basis kurz, und jeder Mundlappen hat dann meist die Gestalt eines langen, freien Zipfels. Die zwei an ihrer Oberfläche bewimperten Mundlappen jeder Seite sind an ihrer einander zugekehrten, d. h. den Spalt zwischen sich fassenden Oberfläche senkrecht zur Basis gestreift. Diese Streifung ist der Ausdruck von nebeneinander liegenden, leistenförmigen Erhebungen und verleiht den Mundlappen häufig eine oberflächliche Aehnlichkeit mit den Kiemen. Die Mundlappen werden von Blutlacunen durchzogen, und es ist wahrscheinlich, dass sie neben ihrer Hauptfunction als Zuleitungsorgan der Nahrung zum Munde auch eine Rolle bei der Athmung spielen.

Indem bei gewissen Formen am Munde der freie Rand der Oberlippe sich über den freien Rand der Unterlippe überschlägt (Ostrea, Tridacna), oder die beiden Ränder sich direct aneinander legen und durch Fortsätze, Falten ineinander greifen (Pecten, Spondylus), kann eine vor dem Munde liegende, geschlossene Höhle entstehen, in welche von rechts und links her der offene Theil der Rinne die Nahrungspartikelchen hineinführt. Der freie Rand der Oberlippe kann sogar (Lima) mit dem freien Rand der Unterlippe verwachsen.

Nucula (Fig. 30 und 151), bei der das Ctenidium weit hinten liegt und eine kleine Oberfläche darbietet, mag als Beispiel für sehr stark entwickelte (früher für die Kiemen gehaltene) Mundlappen gelten. Ihre Basis erstreckt sich fast in der ganzen Länge der Fussbasis, und sie verlängert sich hinten noch in einen rinnenförmig ausgehöhlten, freien Anhang, welcher aus der Schale vorgestreckt werden kann und wahrscheinlich bei der Zufuhr der Nahrung betheiligt ist. Letzteres ist neulich sicher festgestellt worden bei Yoldia limatula, welche Form, wie übrigens alle Nuculiden, ebenfalls sehr grosse Mundlappen mit Anhang besitzt. Durch die Cilienbewegung in der Rinne dieses frei zwischen den Schalenklappen vortretenden Anhanges wird Schlamm, vermischt mit Nahrungspartikelchen, zwischen den Mundlappen durch dem Munde zugeführt (Fig. 168).

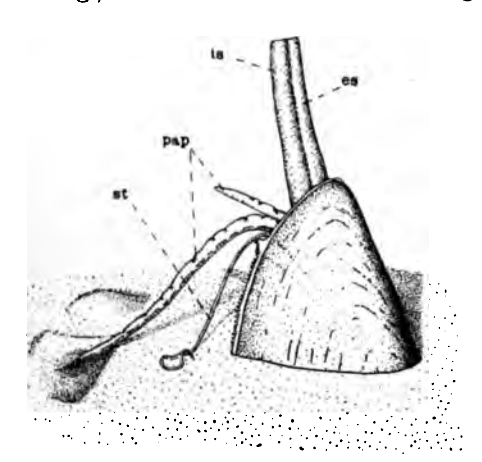



Fig. 168. **Yoldia limatula, Nahrung aufnehmend mittelst des Mundlappenanhangs,** nach DREW, 1899. *st* Siphonaltentakel, *pap* Anhänge der Mundlappen, *is* Einströmungs-, *es* Ausströmungssipho. Vergl. auch Fig. 31.

## X. Der Fuss und seine Drüsen.

Die Bauchseite des Molluskenkörpers ist charakterisirt durch die starke Entwickelung der zur kriechenden Locomotion dienenden Musculatur, durch welche ein fleischiges, vom übrigen Körper, besonders auch vom Kopf deutlich abgesetztes, mit einer flachen Kriechsohle ausgestattetes Organ, der Fuss, zur Ausbildung gelangt. Diese starke ventrale Musculatur ist aufzufassen als ein Rest eines bei den Stammformen vorhandenen Hautmuskelschlauches, der sich, in Anpassung an die kriechende Lebensweise, auf der Bauchfläche stärker entwickelt hatte, während er auf dem Rücken, durch die Ausbildung einer harten Schale functionslos und nutzlos geworden, sich rückbildete.

Die Form des Fusses mit flacher Kriechsohle, der Sohlenfuss, kann als die ursprüngliche betrachtet werden. Wir finden den Sohlenfuss bei den Chitoniden unter den Amphineuren, bei den meisten Gastropoden und bei gewissen Lamellibranchiern, besonders den Protobranchiern, die man auch aus anderen guten Gründen für die ursprünglichsten Formen der Klasse halten muss.

Die Musculatur des Fusses und aller Theile, die sich an und aus ihm differenziren können, wird von den Fuss- oder Pedalganglien oder Fusssträngen aus innervirt.

Der Fuss kann seine Gestalt in Anpassung an verschiedenartige Lebens- und Bewegungsweisen des Thieres stark modificiren, so stark sogar, dass er keine Aehnlichkeit mehr mit dem ursprünglichen Organ darbietet. Er kann durch Einschnitte oder durch Lappen- oder Falten-

bildungen in verschiedene Abschnitte zerfallen, von denen folgende die wichtigsten sind:

1) von vorn nach hinten ein vorn vom übrigen Fuss sich absetzender Theil, der Vorderfuss (Propodium), ein hinterer, selten scharf abgesetzter Theil, der Hinterfuss (Metapodium), welcher den Deckel trägt, wo ein solcher vorkommt;

2) von unten nach oben folgende Theile: die Parapodien, lappenartige Verbreiterungen des Randes der ventralen Kriechsohle;

3) das Epipodium, eine vorspringende Leiste oder Falte rings um die Basis, d. h. um den oberen Theil des Fusses herum. An dieser Leiste kommt es häufig zur Bildung von tentakelartigen Fortsätzen.

Ueber die als Opisthopodium bezeichnete Bildung siehe die Bemerkung p. 65.

Wir wollen nun den Fuss in seinen verschiedenen Erscheinungsformen durch die verschiedenen Abtheilungen hindurch verfolgen und bei dieser Gelegenheit auch die Drüsen des Fusses, die Schleimdrüsen und Byssusdrüsen, besprechen.

## A. Amphineura.

Das früher, in den Abschnitten II und III, p. 36 und 46 ff. Gesagte genügt. Es kommt weder zu einer Gliederung des Fusses in longitudinaler Richtung noch zur Ausbildung von Para- oder Epipodien.

## B. Gastropoda.

### a) Prosobranchia.

Mit seltenen Ausnahmen, die besonders besprochen werden sollen, besitzt der gewöhnlich gut ausgebildete Fuss eine flache, einheitliche Kriechsohle.

Die ventrale Kriechfläche ist hie und da durch eine in der Längsrichtung verlaufende, mediane Furche in eine rechte und linke Hälfte getheilt. Derartige Beispiele finden sich in den verschiedensten Gruppen; am stärksten ausgeprägt zeigt sich ein solches Verhalten bei den Cyclostomatidae (Fig. 169). Jede der beiden Fusshälften übernimmt alternirend die Locomotion.

Von grösserem Interesse sind Quertheilungen des Fusses, die in ihrer stärkeren Ausbildung dazu führen, dass sich der vordere Theil des Fusses in einzelnen Fällen als Propodium scharf vom übrigen Fusse absetzt. Es ist dies vornehmlich bei einigen Monotocardiern der Fall (Olividae, Harpidae, gewisse Pirula-Arten, Strombidae [Strombus, Pterocera, Terebellum, [Fig. 7]), Xenophoridae [Fig. 6], Naricidae, Naticidae).

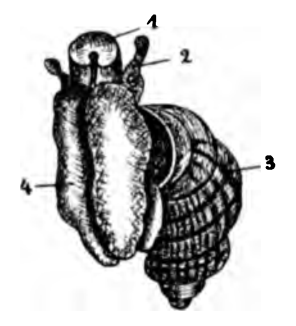



Fig. 169. **Cyclostoma elegans**, von unten, nach SIMROTH, 1881. *1* Schnauze, *2* Tentakel, *3* Schale, *4* Fuss, der durch eine Längsfurche in eine rechte und linke Hälfte zerfällt.

Greifen wir einige Fälle heraus. Sehr schön ist das vom übrigen Fuss durch eine Querfurche getrennte Propodium als eine halbmondförmige Scheibe bei Oliva entwickelt.

Sehr deutlich ist auch am grossen Fusse von Natica (Fig. 170) die Abtrennung eines Vorderfusses ausgeprägt. Der Vorderfuss besitzt einen Lappen, welcher von vorn her sich auf die Schale zurückschlägt und dabei den Kopf bedeckt. Das Propodium bildet bald auf der linken Seite eine Art Sipho, bald zeigt der auf die Schale zurückgeschlagene Lappen eine Ausbuchtung. Beide Einrichtungen dienen wohl zur Zuleitung des Athemwassers zur Kiemenhöhle. Auch der im geschwellten Zustande weit ausgebreitete Hinterfuss trägt auf seiner Rückseite einen nach vorn auf die Schale umgeschlagenen Schalenlappen, der auf der der Schale zugekehrten Seite das Operculum trägt.

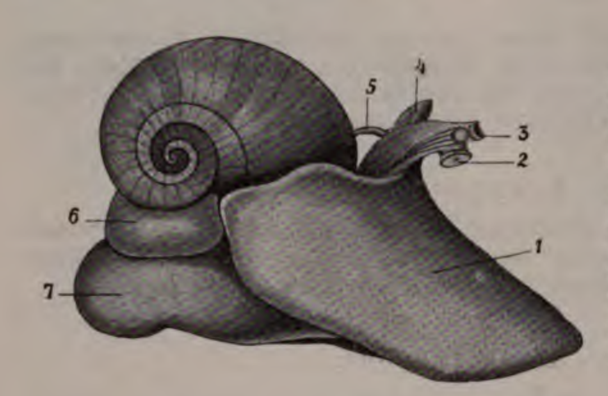



Fig. 170. **Natica josephina**, mit ausgestrecktem Rüssel, von der rechten Seite, nach SCHIEMENZ, 1891. *1* Vorderfuss, *2* saugnapfähnlicher, zum Bohren dienender Anhang (mit Bohrdrüse) des Rüssels *3*, *4* Sipho (hier vom Fusse gebildet), *5* Tentakel, *6* Schalenlappen des Hinterfusses, welcher gewöhnlich einen grossen Theil der Schale von hinten bedeckt und an seiner Innenseite den Deckel trägt, *7* Hinterfuss.

Häufig findet sich am Vorderrande des Fusses eine quer verlaufende Rinne, welche jene Partie in eine obere und untere Lippe spaltet und in welche bestimmte Drüsen ausmünden (siehe weiter unten). Es kann nun vorkommen, dass die obere Lippe des vorderen Fussrandes nicht die Breite der unteren besitzt, sondern als schmaler Wulst zwischen Kopf und Unterlippe des Vorderfusses vorragt, eine Bildung, die man als Kinn oder Mentum bezeichnet (Eulimidae, Pyramidellidae, Triforis, Aclis).

Bei den meisten Prosobranchiern trägt der Hinterfuss auf seiner Rückenseite ein Operculum, das zum Verschluss der Schale dient und sich aus Conchin und Kalk (das Verhältniss wechselt sehr) zusammensetzt. Wo beim erwachsenen Thiere der Deckel fehlt, tritt er fast immer wenigstens während der Entwickelung auf.

Epipodium (siehe auch die auf das Epipodium bezügliche Bemerkung unter Nervensystem). Ein Epipodium kommt den Rhipidoglossen unter den Diotocardiern ganz allgemein zu. Am stärksten ist es entwickelt bei Haliotis (Fig. 185), wo es als eine ansehnliche Hautfalte die Fussbasis rings umzieht. Die Hautfalte, treffend als Krause bezeichnet, zeigt gefranste oder fingerförmig zerschlitzte Anhänge neben langen, contractilen, tentakelartigen Fortsätzen. Die Tentakel sind hier, wie die entsprechenden Epipodialtentakel anderer Prosobranchier, Tastorgane und können an ihrer Basis mit sogenannten Seitenorganen versehen sein. Bei den Fissurelliden (Fig. 3 und 142) wird diese

Krause ersetzt durch eine Reihe zahlreicher Tentakel oder Papillen, welche jederseits sich auf dem Grunde der Furche zwischen Fusswurzel und Eingeweidesack erheben. Auch bei den übrigen Rhipidoglossen ist das Epipodium gut ausgebildet als ein einfacher oder gefranster Hautsaum, welcher meist kürzere oder längere Tentakel in geringerer Zahl (am häufigsten 4 jederseits) trägt (Fig. 4). An der Basis eines jeden Tentakels findet sich ein Seitenorgan. Bei Eumargerita und Scissurella kommen an der Basis der Epipodialtentakel Pigmentflecke vor, die man früher für Augen gehalten hat.

Das Epipodium fehlt im Allgemeinen bei den Docoglossa, indessen tritt bei einigen Gattungen (Patinella, Nacella, Patina, Patinastra) ein Drüsenstreifen auf, der sich rings an den Seiten des Fusses herumzieht und nur vorn unterbrochen ist; er wird von einer Hautfalte überdacht (Fig. 171); seine epipodiale Natur ist immerhin unsicher. Der

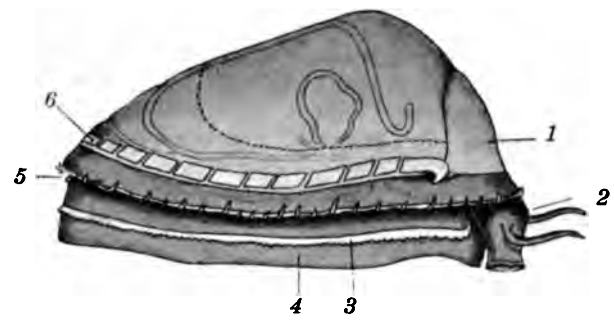



Fig. 171. **Nacella vitrea**, von der rechten Seite, nach HALLER, 1894. Schale entfernt. *1* Mantelhöhle, *2* Kopf, *3* lateraler Drüsenstreifen des Fusses, *4* Fuss, *5* Mantelrand, *6* Schalenmuskel.

Gattung Helcion kommt ein ähnliches Drüsenorgan zu, das sich als Furche in entsprechender Lage am Fuss findet; der obere, vorgewulstete Rand der Rinne ist mit Tentakeln versehen, die von den Pedalsträngen innervirt werden. Gegen die Auffassung dieser Bildung als Epipodium lässt sich nur dann etwas einwenden, wenn man das Epipodium selbst nicht als Theil des Fusses betrachtet.

Unter den Monotocardiern tritt ein wohl entwickeltes Epipodium selten auf. Doch zeigt Ianthina einen typischen Epipodialsaum, und das Epipodium der Litiopidae und mancher Rissoidae besitzt sogar jederseits mehrere (1—5) Tentakel. Bei zahlreichen anderen Monotocardiern haben sich ferner entweder vordere oder hintere Theile des Epipodiums erhalten.

a) Vordere Epipodialreste, z. B. bei Vermetus 2 vordere Fusstentakel, bei Paludina und Ampullaria die beiden Nackenlappen (nicht zu verwechseln mit den Kopftentakeln), von denen bei Paludina der rechte, bei Ampullaria der linke durch Bildung einer Längsrinne zu einer Art Sipho wird. Immerhin ist zu beachten, dass für diese Nackenlappen von Paludina und Ampullaria gezeigt wurde, dass sie von den Pallialganglien aus innervirt werden. Sofern man nun nicht annimmt, dass die Pallialganglien aus den Pedalsträngen sich gesondert haben (ein strittiger Punkt, siehe Abschnitt Nervensystem), dürfen diese

Nackenlappen mit ebensoviel Recht als reine Mantelbildungen betrachtet werden, die mit dem Fusse resp. dem Epipodium nichts zu thun haben.

Calyptraea besitzt jederseits unter dem Nacken eine halbkreisförmige Epipodialfalte.

b) Hintere Epipodialreste. Lacuna hat jederseits hinten über dem Fusse eine Epipodialfalte mit einem Fortsatz, Narica jederseits über dem Metapodium einen flügelförmigen Epipodiallappen.

c) Mittlere und hintere Epipodialreste. Choristes hat jederseits in der Mitte eine Papille und hinten unter dem Operculnm jederseits einen Tentakel.

Das Epipodium wird immer von den Pedalsträngen oder den diesen gleichwerthigen Pedalganglien aus innervirt.

Eine eigenthümliche Umwandlung erleidet der Fuss von Hipponyx, einer Monotocardiergattung mit conischer Schale. Die Thiere sitzen Felsen oder Molluskenschalen, die sie aushöhlen, fest auf, entweder direct oder vermittelst eines wahrscheinlich dem Operculum entsprechenden Schalenstückes. Die Sohle des Fusses hat in der Mitte die Muskelschicht verloren, und ihr Rand ist mit dem Mantelrand verwachsen mit Ausnahme von vorn, wo der Kopf hervortritt. Auf der Unterseite des Fusses bedingt der von der Schale heruntersteigende Spindelmuskel einen hufeisenförmigen, die centrale, muskellose Partie umfassenden Muskelbezirk.

Ohne im Einzelnen auf die Art der Locomotion der Prosobranchier einzugehen, sei hier nur erwähnt, dass die meisten auf der flachen Sohle kriechen oder sich mit ihr festheften.

Fuss der Heteropoden. Die Heteropoden sind pelagische Prosobranchier und zwar Monotocardier, welche die kriechende Lebensweise mit der schwimmenden vertauscht haben. Ihr Fuss ist dieser neuen Bewegungsweise in charakteristischer Art angepasst. Das Propodium ist nämlich zu einer schmalen, senkrecht stehenden Ruderflosse (Kielfuss) umgewandelt, welche in der Schwimmstellung der Thiere — Bauch nach oben, Rücken nach unten — nach oben gekehrt ist.

Wir können innerhalb der Heteropoden fast Schritt für Schritt die Ausbildung des Kielfusses verfolgen, wenn wir von Oxygyrus ausgehen und durch Atlanta und Carinaria bis zur Pterotrachea gelangen. Diese Reihe ist die nämliche, in welcher der typische, noch bei Oxygyrus und Atlanta bestehende Prosobranchierhabitus sich auch nach einer anderen Richtung hin (Schale, Eingeweidesack, Mantel, Kieme) allmählich verwischt.

Oxygyrus (Fig. 172 A) hat noch ganz Prosobranchiercharakter. Der Fuss besteht: 1) aus einem Propodium, das auf der Unterseite die vertiefte Kriechsohle besitzt, vorn aber einen flossenartigen Auswuchs zeigt, der als Ruderorgan beim Schwimmen gebraucht wird, und 2) einem deutlich gesonderten, schwanzartig nach hinten gerichteten, deckeltragenden Metapodium. Diese Verhältnisse lassen sich leicht auf diejenigen gewisser Prosobranchier mit gesondertem Pro- und Metapodium, etwa der springenden Strombiden zurückführen. Die Kriechsohle von Oxygyrus wird, obschon das Thier auf derselben kriechen kann, schon als Saugnapf bezeichnet.

Bei Atlanta (B) finden wir ganz ähnliche Verhältnisse wie bei

Oxygyrus, nur ist jetzt der flossenartige, bedeutend vergrösserte Auswuchs des Propodiums der ansehnlichste Theil desselben geworden, dem gegenüber die verkleinerte Fusssohle, der Saugnapf, nur als ein Anhang erscheint.

Bei Carinaria (C) haben sich die Fussverhältnisse mit dem Gesammthabitus des Thieres stark verändert. Das hier deckellose Metapodium erscheint nur als die hintere, schwanzartige Verlängerung des Rumpfes, mit dem es in einer Flucht liegt. Die Flosse hat sich stark verbreitert und vergrössert, und der Saugnapf erscheint an ihrem freien Rand entlang nach hinten verschoben.

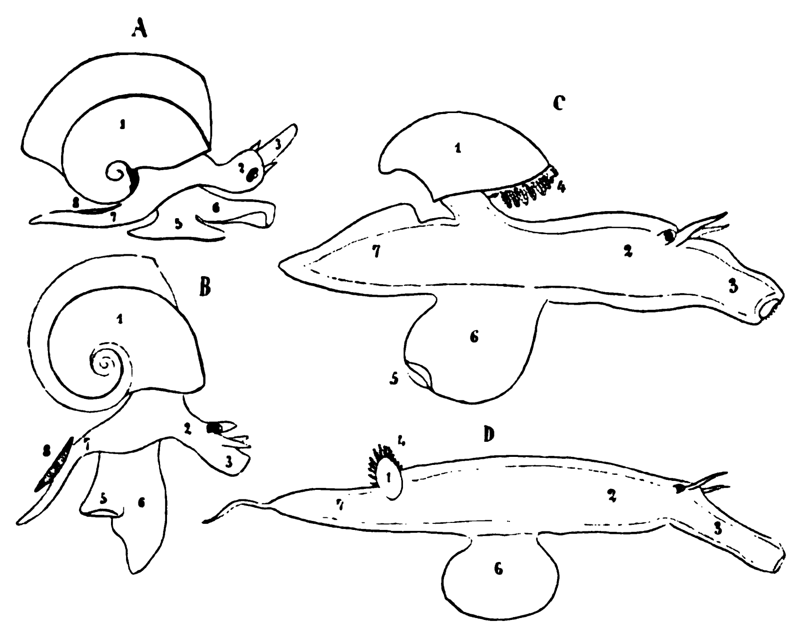



Fig. 172. **Vergleichende Morphologie des Heteropodenkörpers.** *A* **Oxygyrus.** *B* **Atlanta.** *C* **Carinaria.** *D* **Pterotrachea** ♀. Mit Benutzung von Figuren von SOULEYET, Voy. Bonite. *1* Eingeweidesack, Schale, *2* Kopf mit Augen und Tentakeln und rüsselartig verlängerter Schnauze *3*, *4* Kiemen, *5* Fuss mit Sohle, bei *B* und *C* zum „Saugnapf" reducirt, bei *D* fehlend, *6* Flossenanhang des Fusses, *7* Hinterfuss mit Deckel *8*.

Bei den Pterotracheen (D) schliesslich ist der Saugnapf (die ursprüngliche Fusssohle) noch kleiner geworden und überdies nur beim Männchen vorhanden.

Die Heteropoden sollen sich gelegentlich mit dem Saugnapf an fremde Gegenstände anheften können.

Reduction des Fusses. Eine solche tritt bei festsitzenden und besonders bei parasitischen Schnecken ein. Näheres siehe in den speciellen Abschnitten über festsitzende und parasitische Formen am Schlusse.

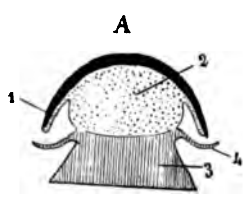
### b) Opisthobranchia.

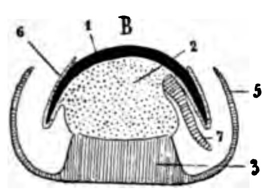
Bei fast allen Opisthobranchiern ist eine flache Kriechsohle des Fusses wohl entwickelt. Der Fuss zeigt keine Gliederung in longitudi-

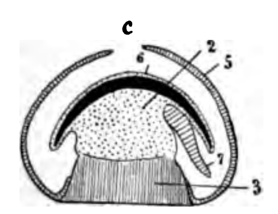
naler Richtung ausser bei Cyerce (Ascoglossa), wo er durch eine Querfurche in eine vordere und eine hintere Partie zerfällt. Er trägt mit seltenen Ausnahmen (z. B. Actaeon) im erwachsenen Zustande keinen Deckel.

Ein Epipodium fehlt.

Dagegen sind Parapodien, d. h. seitliche lappen- oder faltenförmige Verbreiterungen der Kanten oder Ränder der Kriechsohle, bei manchen Opisthobranchiern sehr entwickelt. Wir citiren die Oxynoëidae (Fig. 18), die Elysiidae (Fig. 19) unter den Ascoglossen und sehr zahlreiche Tectibranchier, so die Scaphandridae, Bullidae, Aplustridae, Gastropteridae (Fig. 12), Philinidae, Doridiidae, Aplysiidae (Fig. 14). Die Parapodien sind häufig nach oben zurückgeschlagen, wo sich ihre Ränder über der Schale berühren können, so dass letztere vollständig von den Parapodialfalten überdacht wird. Da bei zahlreichen mit Parapodien ausgestatteten Formen (Gastropteridae, Philinidae, Doridiidae, Aplysiidae) sich auch der Mantel auf die Aussenseite der Schale, sie ganz oder theilweise bedeckend, zurückschlägt, so ist bei diesen Formen die Schale gewissermaassen eine doppelt innere, indem sie zunächst vom Mantel und dann weiter aussen noch von den Parapodien bedeckt wird (Fig. 173).




Die Parapodien können hinten mit ihrem freien, nach oben gerichteten Rande miteinander verschmelzen (Aplysiidae, Oxynoë). Bei Lobiger ist jedes Parapodium quer gespalten, so dass es jederseits 2 lange, flügelförmige Fortsätze bildet (Fig. 18). Mehrere Opisthobranchier (Aplysiidae, Oxynoëidae, Gastropteridae) vermögen durch Schwingungen ihrer Parapodien sich schwimmend fortzubewegen.

Fig. 173. **Schematische Querschnitte durch Gastropoden**, zur Demonstration der Verhältnisse von **Schale** (schwarz *1*), **Eingeweidesack** und **Mantel** (punktirt *2*), **Fuss** (schraffirt *3*). *A* **Prosobranchiat** mit äusserer Schale und Epipodium (*4*). *B* **Tectibranchiat** mit auf die Aussenfläche der Schale zurückgeschlagenem Schalenlappen (*6*) des Mantels. Die Schale dorsalwärts noch frei, unbedeckt. *5* Parapodien, *7* Ctenidium. *C* **Tectibranchiat** mit innerer Schale, d. h. der Schalenlappen des Mantels hat die Schale aussen ganz überwachsen.

Bei den Nudibranchiern lässt sich häufig mit dem Verschwinden der Schale, des pallialen Complexes und dem Verstreichen des Eingeweidesackes auch keine scharfe Grenze zwischen Fuss und übrigem Körper mehr ziehen. Es treten nun zu gleicher Zeit auf dem Rücken und an den Seiten des Körpers respiratorische Anhänge, Cerata, auf (siehe unter Respirationsorgane). Man hat versucht, diese als Theile des Fusses zu deuten, speciell als Parapodien, die, bei Lobiger unter den Ascoglossen schon aus mehreren Stücken bestehend, hier sich noch weiter in einzelne Partien aufgelöst haben. Andererseits wurden diese Cerata

auch als Theile des Mantels aufgefasst. Die Innervation lässt beide Deutungen zu, indem bald pedale, bald pleurale Nerven in diese Anhänge eintreten. Vielleicht sind dieselben auch nicht morphologisch einheitlich aufzufassen, da sich innerhalb der Tectibranchier bereits 2 Entwickelungsreihen zeigen, eine, in der bei Reduction der Schale etc. der Fuss mit den Parapodien an Bedeutung gewinnt (Bullidae, Aplysiidae), und eine andere, innerhalb welcher der Mantel und das damit zusammenhängende Rückenintegument gegenüber dem Fusse vorherrscht (Pleurobranchidae).

Eigenthümlich verhält sich das erst seit Kurzem bekannte Nudibranchiergenus Hedyle, indem hier der Körper in mehr als der hinteren Hälfte vom Fusse völlig gelöst erscheint (Fig. 174). Phyllirhoë ist eine Nudibranchiate, die in der Weise der pelagischen, schwimmenden Lebensweise angepasst erscheint, dass ihr Körper seitlich comprimirt ist und so ein schmales, längliches Blatt mit scharfer dorsaler und ventraler Kante darstellt, das sich undulirend im Wasser bewegt (Fig. 21). Der Fuss ist verschwunden.

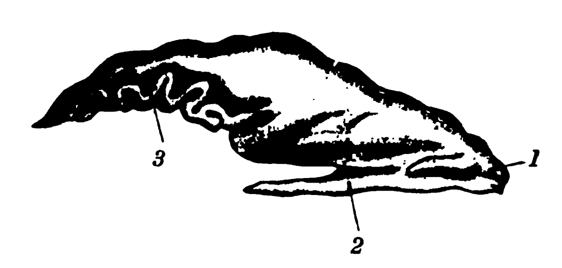



Fig. 174. **Hedyle Weberi**, von der rechten Seite, nach R. BERGH, 1895. *1* Kopf, *2* Fuss, *3* vom Fusse losgelöster hinterer Theil des Körpers.

Der Fuss der Pteropoden. Wie die Heteropoden Prosobranchier sind, welche sich an die freischwimmende, pelagische Lebensweise angepasst haben, so sind die Pteropoden Opisthobranchier aus der Abtheilung der Tectibranchier, welche pelagische Thiere mit schwimmender Bewegungsweise geworden sind.

Ist bei den Heteropoden das Propodium zu einer medio-ventralen, senkrechten Ruderflosse umgewandelt, so werden die paarigen Parapodien der Tectibranchier, die schon bei diesen zum Schwimmen dienen können, zu den Schwimmorganen, den paarigen Flossen oder Flügeln der Pteropoden (Fig. 15, 16, 17, 149).

Bei den Thecosomata (Fig. 149), die wir von Cephalaspiden (Bulloiden) ableiten müssen, deren Parapodien rechts und links in der directen Fortsetzung der Kriechfläche des Fusses liegen, ist der Fuss auf das vordere Ende des Körpers beschränkt und besteht aus 3 Theilen, einem medianen unpaaren, dem Mittelfuss, und 2 seitlichen, den Parapodien oder Flossen. Der Mittelfuss ist klein und auf der Bauchseite, die der Sohle der Cephalaspiden entspricht, aber nicht mehr als Kriechfläche dienen kann, stark bewimpert. Die Wimperbewegung ist nach vorn, gegen die vorn am Fusse gelegene Mundöffnung gerichtet und dient offenbar dazu, kleine Nahrungspartikelchen, winzig kleine Meeresthierchen dem Munde zuzuführen. Auf der Rückenseite des nach hinten frei abstehenden Mittelfusses tragen die Limaciniden einen zarten, durchsichtigen, oft hinfälligen Deckel. Mit Hinblick auf die Ableitung der Thecosomata von Cephalaspidea, denen, wie überhaupt den Opisthobranchiern im erwachsenen Zustande, im Allgemeinen ein Deckel fehlt, muss

hervorgehoben werden, dass die auch sonst in mancher Beziehung ur sprüngliche Cephalaspidengattung Actaeon ein Operculum besitzt. Di Parapodien sind gross, flossen- oder flügelförmig, inseriren jederseits vor am mittleren Fusstheile und gehen überdies noch vor und über dei Munde ineinander über.

Die Gymnosomata (Fig. 16 und 17) leiten wir von Aplysiida ab, bei denen die Parapodien nicht direct in der seitlichen Verlängerun der Kriechfläche des Fusses liegen, sondern jederseits etwas oberhalb de Randes der Kriechfläche inseriren. Man kann sich das so vorsteller dass die Parapodien an ihrer Basis eine Strecke weit mit der seitliche Leibeswand verschmolzen sind.

Auch bei den Gymnosomata ist der Fuss scharf von den 2 seitliche Flossen oder Parapodien getrennt.

Der von dem Kopfe deutlich gesonderte Fuss besteht selbst wiede aus 3 Theilen, 2 vorderen paarigen Lappen, die sich, nach vorn conver girend vereinigen, und einem mittleren hinteren Lappen, der sich nac hinten spitz auszieht.

Die Flossen vereinigen sich nie vor und über dem Kopfe.

Mittelfuss und Flosseninsertion liegen vorn auf der Bauchseite de Rumpfes hinter dem Kopfe.

### c) Pulmonata.

Der Fuss der Pulmonaten ist fast überall einheitlich und mit grosser flacher Kriechsohle versehen. Nur bei einigen Auriculiden (Melampus Leuconia, Blauneria, Pedipes) ist er durch eine vorübergehende ode bleibende Querfurche in einen vorderen und hinteren Abschnitt getheilt

Einzig bei der Gattung Amphibola (Basommatophora) findet sicl beim erwachsenen Thiere ein Deckel. Viele Pulmonaten, besonders Sty lommatophoren, sondern zeitweise (z. B. beim Eintritt der kalten ode heissen Jahreszeit), wenn sie sich zu längerer Ruhe in die Schale zurück gezogen haben, ein Secret ab, das erhärtet und in Form eines Deckel den Eingang zur Schale abschliesst: Epiphragma (Winterdeckel), eine Bildung, die dem Operculum morphologisch in keiner Weise vergleich bar ist.

Fussdrüsen der Gastropoden. Abgesehen von den ver schiedenen einzelligen Drüsen, die an der Ober- oder Unterseite des Fusses zerstreut vorkommen, besitzen viele Gastropoden, vor allen die meisten Prosobranchier und Pulmonaten, noch grössere, vielzellige localisirte Fussdrüsen, die zu 2 morphologisch gesonderten Gruppen gehören.

1) Die unpaare vordere Fussdrüse mündet bei den Proso branchiern am Vorderrande des Fusses, und zwar bei denjenigen Formen bei denen dieser Vorderrand in einen oberen und einen unteren Lippensaum gespalten ist, zwischen den beiden Lippen (Lippendrüse) Bei den Pulmonaten, wo sie auf die Stylommatophoren und Auricu liden beschränkt ist, öffnet sie sich zwischen Kopf und Fuss nach aussen. Sie stellt einen verschieden langen, nicht selten die Länge des Fusses erreichenden Epithelschlauch dar, welcher, meist in die Fussbasis eingeschlossen, seltener ihr in der Leibeshöhle aufliegend von ihrer Mündungsstelle median nach hinten zieht. In die Wandung des Schlauches, welcher als Reservoir und Ausführungsgang dient münden zahlreiche einzellige Schleimdrüsen, die im umgebenden Fuss

gewebe liegen. Die Drüse sondert Schleim ab. Mit Unrecht ist sie als Geruchsorgan bezeichnet worden. Sie unterliegt, was ihre Grösse, die Gestalt ihres Querschnittes und was die Zahl, sowie Anordnung der Drüsenzellen anbetrifft, bedeutenden Modificationen.

Auch bei den Opisthobranchiern scheint eine vordere Fussdrüse ziemlich verbreitet zu sein; häufig tritt sie jedoch in diffuser Form auf, indem die einzelnen Drüsenfollikel getrennt nach aussen münden.

2) Die unpaare Fusssohlendrüse ist bei Prosobranchiern weit verbreitet. Ihre äussere, spaltförmige Oeffnung liegt hinter dem Vorderrand des Fusses in der Mittellinie der Sohle und führt in eine als Reservoir fungirende, im Fusse gelegene Höhle, deren Epithelwand in das Lumen vorspringende Falten bildet. Die Höhle ist allseitig von einzelligen Drüsen umlagert, welche ihr Secret vermittelst ihrer zwischen den Epithelzellen mündenden Ausführungsgänge in sie entleeren. So tief in den Fuss hineingerückt erscheint die Sohlendrüse namentlich bei den höheren Prosobranchiern, während sie bei den niederen Formen mehr oberflächlich liegt und direct auf der Kriechsohle ausmündet. Mit Recht ist diese Fusssohlendrüse der Prosobranchier als ein der Byssusdrüse der Lamellibranchier homologes Organ betrachtet worden. Ihr Ausbildungsgrad ist sehr verschieden, und nicht selten fehlt sie ganz. Ihr fadenziehendes Schleimsecret bildet Fäden, durch welche manche Prosobranchier sich an fremden Gegenständen im Wasser aufhängen können. Auch Landpulmonaten können sich vermittelst abgesonderter zäher Fäden aus der Höhe (von Pflanzen) herunterlassen.

Ausser den beiden erwähnten Fussdrüsen kommen gelegentlich noch andere vor. Es sei hier nur noch einer Fussdrüse Erwähnung gethan, welche sich bei einigen Opisthobranchiern (Pleurobranchus, Pleurobranchaea, Pleurophyllidia, Tethys) findet. Sie liegt am hinteren Ende der Fusssohle und besteht aus Drüsenblindsäckchen, von denen jedes gesondert ausmündet. Eine entsprechende hintere Fussdrüse mit gemeinsamem Ausführungsgang für die einzelnen Drüsensäckchen kommt bei Gastropteron Meckelii vor.

Einen eigenthümlichen Schwimmapparat, Floss

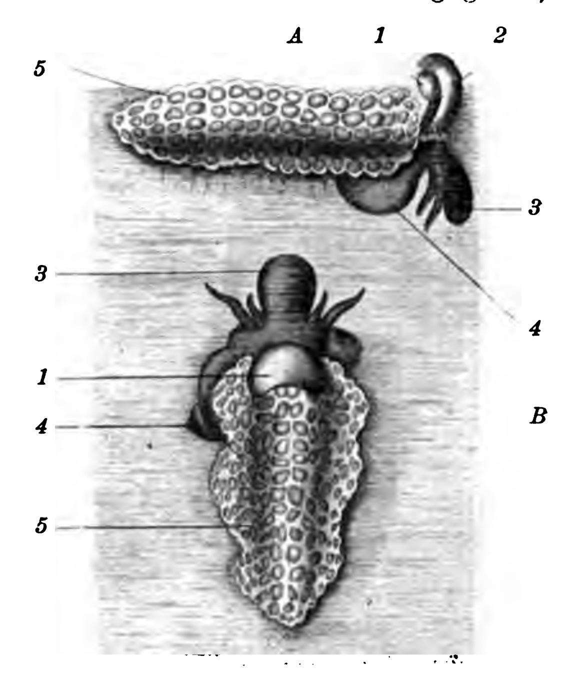



Fig. 175. **Ianthina mit Floss**, nach LACAZE-DUTHIERS, 1865. In *A* von rechts, in *B* von oben gesehen. *2* Propodium, eine Blase *1* bildend, *3* Schnauze, *4* Schale, *5* Floss.

genannt, construirt I**a**nthina, eine pelagisch treibende, prosobranchiate Schnecke. Ueber die Form und die Art der Bildung des Flosses geben die Figuren 175 A und B Aufschluss. Der vordere Theil des Fusses, das Propodium, erhebt sich etwas aus dem Wasser, höhlt die Sohlenfläche aus (Ianthina schwimmt wie die Heteropoden mit nach oben gerichteter Bauchseite) und schliesst so über dem Wasserspiegel eine Luftblase ein, die mit Drüsensecret umgeben wird. Derartige aneinander gereihte Blasen bilden zusammen mit erhärtetem Schleim, welcher hauptsächlich aus der Sohlendrüse stammt, den Schwimmapparat, der sich noch an den hinter dem Propodium gelegenen Fussabschnitt fest anheftet. Auf der Unterseite des Flosses befestigen auch die Weibchen (ausgenommen bei solchen Arten, die vivipar sind) die Eikapseln.

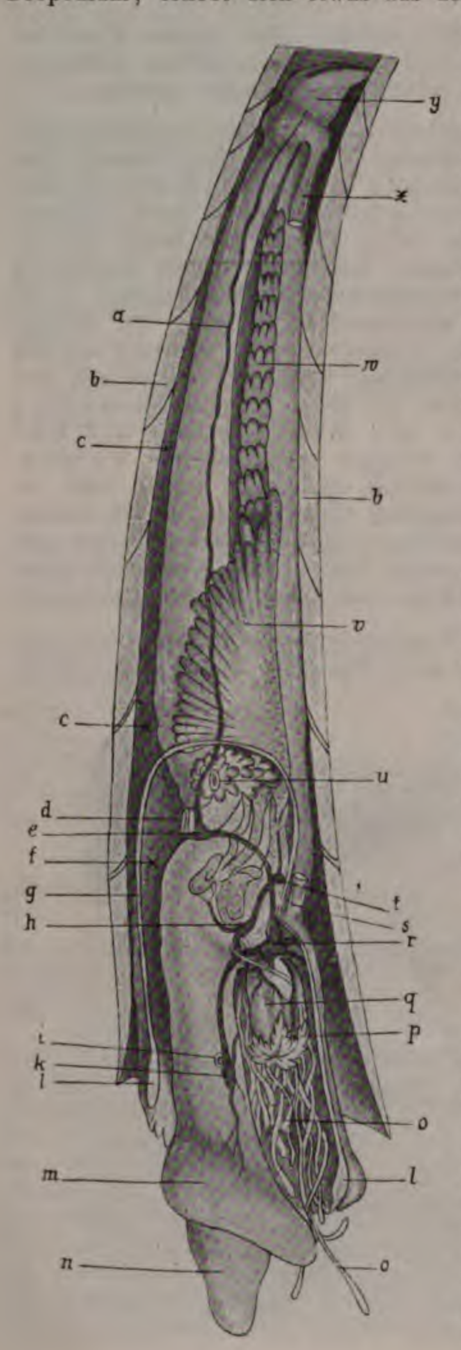



Fig. 176. **Anatomie von Dentalium entale**, nach LEUCKART (Wandtafeln) und LACAZE-DUTHIERS, 1856. Rechte Hälfte der Schale und unterer Theil des Mantels entfernt. *a* Vom Visceralganglion nach oben ziehender Nerv (Mantelnerv), *b* Schale, *c* Raum zwischen Mantel und Schale, *d* After, *e* Visceralganglion, *f* Mantelhöhle, *g* Mantel, *h* unteres, *t* oberes Buccalganglion, *i* Gehörorgan, *k* Pedalganglion, *m* seitliche Falten des Fusses, *n* Endkegel des Fusses, *o* Fadententakel, *l* unterer Mantelrand, *p* blattförmige Mundanhänge, *q* Schnauze, *r* Gehirnganglion, *s* Schalen- oder Spindelmuskel, durchschnitten, *u* rechte Nephridial- (zugleich Geschlechts-) Oeffnung, *v* Verdauungsdrüse (Leber), *w* Gonade, *x* oberes Ende des Spindelmuskels, *y* oberes offenes Ende des Mantels.

## C. Scaphopoda.

Der Fuss von Dentalium (Fig. 176) ragt als ein fast cylindrischer Körper nach unten in die röhrenförmig geschlossene Mantelhöhle vor, aus deren unterer Oeffnung er vorgestreckt werden kann. Sein freies Ende ist kegelförmig zugespitzt und trägt an der Basis des Kegels rechts und links eine Falte oder einen Wulst, den man mit zweifelhaftem Rechte einem Epipodium verglichen hat. Die beiden seit-

lichen Falten oder Wülste umfassen die Basis des kegelförmigen Fussendes, ohne vorn und hinten ineinander überzugehen. In der vorderen Mittellinie des ganzen Fusses verläuft eine Furche. Bei Siphonodentalium fehlen sowohl die Furche als die Seitenlappen, dagegen ist das Vorderende des Fusses zu einer runden, am Rande mit kleinen, conischen Papillen besetzten Scheibe verbreitert.

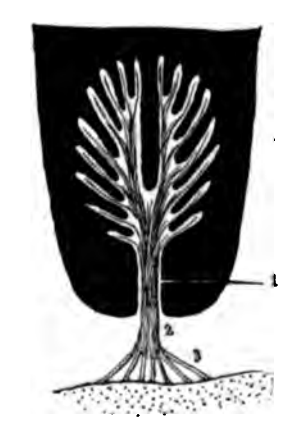
## D. Lamellibranchia.

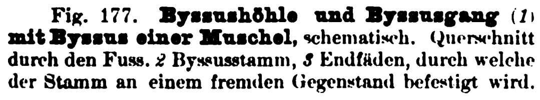
Der Fuss der Muscheln ist im Allgemeinen seitlich zusammengedrückt, mit scharfer Kante, vom Rumpfe nach unten und vorn gerichtet, aus der Schale vorstreckbar. Einen solchen Fuss kann man als beilförmig (Pelecypoda) oder zungenförmig bezeichnen, und er ist vornehmlich zum Eindringen in den Schlamm bei abwechselnder Contraction und Schwellung geeignet.

Die eben erwähnte Beil- oder Zungengestalt des Fusses muss indessen als eine erworbene bezeichnet werden. Ursprünglich wird auch der Muschelfuss eine flache Kriechsohle besessen haben. Und in der That, die Protobranchier besitzen einen Fuss mit ventraler Scheibe (Fig. 30, 31, 151), und ebenso Pectunculus. Der Rand der Fussscheibe ist gezackt oder gezähnelt. Wird der Fuss zurückgezogen, so krümmen sich die seitlichen halbkreisförmigen Flächen der Scheibe gegeneinander, so dass sie nun im contrahirten Zustande eine Furche begrenzen.

Im Einzelnen ist der Fuss der Muscheln je nach Lebens- und Bewegungsweise und nach dem Verhalten des Byssus verschieden gestaltet.

Für den Muschelfuss ist die den Byssus ausscheidende Byssusdrüse charakteristisch. Der Byssus besteht aus resistenten, bald sehr dünnen, bald dickeren Fäden von (physikalisch) hornartiger Beschaffenheit, welche die Muscheln an fremden Gegenständen befestigen, so dass sie sich vermittelst des Byssus vor Anker legen. Die meisten byssusführenden Muscheln vermögen den Byssus abzustossen und jeweilen wieder durch einen neuen zu ersetzen, und manche Formen können durch abwechselndes Anheften und Abstossen, bei Vorstrecken und Zurückziehen des byssusbefestigenden Fusses sich sogar an senkrechten, glatten Glaswänden fortbewegen.





Fig. 177. **Byssushöhle und Byssusgang** (*1*) **mit Byssus einer Muschel,** schematisch. Querschnitt durch den Fuss. *2* Byssusstamm, *3* Endfäden, durch welche der Stamm an einem fremden Gegenstand befestigt wird.

Die erste Anheftung der mit einer Schalenklappe festsitzenden Formen geschieht mit Hilfe des Byssus, der im Allgemeinen auch den Jugendformen der im Alter byssuslosen Muscheln zukommt.

Ein completer Byssusapparat (Fig. 177) besteht 1) aus der im Fusse gelegenen Byssushöhle, in welche die Byssusdrüsen einmünden, 2) aus dem Kanal, durch welchen die Byssushöhle an der Fuss-

kante nach aussen mündet, 3) aus der Byssusfurche, welche von der Oeffnung des Kanals der ventralen Fusskante entlang bis an die vordere Spitze des Fusses verläuft, und 4) aus einer an dieser Spitze selbst liegenden, halbmond- oder napfförmigen Erweiterung der Furche.

1) Die Byssushöhle wird von zahlreichen Falten, die von den Seitenwänden der Höhle in ihr Lumen vorragen, in flache Fächer eingetheilt. Ausserdem ragt von ihrer Decke eine Scheidewand in sie herunter, welche sie in 2 seitliche Abtheilungen theilt. Das Byssussecret wird (nach einer Ansicht wenigstens) theils von den Zellen der epithelialen Wandung der Byssushöhle, theils von Drüsenzellen ausgeschieden, die im umliegenden Gewebe liegen und ihre Ausführungsgänge zwischen die Epithelzellen der Byssushöhlenwand entsenden. Die ausgeschiedene Byssussubstanz nimmt die Gestalt der Hohlräume der Byssushöhle an, d. h. sie wurzelt mit zahlreichen Lamellen in den Fächern dieser Höhle. Diese Lamellen werden bei fortschreitender Absonderung vom Byssus in den Ausführungsgang der Byssushöhle, d. h. in den

2) Kanal hineingedrängt, wo sie sich zu dem Byssusstamm vereinigen.

Die Wandungen der 3) Byssusfurche und 4) ihrer terminalen Erweiterung sind ebenfalls drüsig. Will eine Muschel den Byssus anheften, so erzeugt sie in der Furche einen Byssusfaden (ein Theil des dazu verwendeten Secretes stammt jedoch von der Byssushöhle her), der mit dem Ende des Stammes verschmilzt, drückt (Fig. 32) das Ende des Fusses mit der Furchenerweiterung auf die Unterlage, z. B. einen Felsen, und befestigt den Faden auf der Unterlage mit Hilfe des von der Furchenerweiterung abgesonderten, verkittenden Secretes. So kann der Fuss das Ende des Byssusstammes vermittelst zahlreicher in der Furche successiv abgesonderter Fäden fest an den Felsen anheften.

Bei einzelnen Formen, wie z. B. Arca, ist der Byssusapparat einfacher gestaltet; es kommen hier zum Festheften keine besonderen Byssusfäden zur Verwendung; der compacte, aus Lamellen aufgebaute Byssusstamm heftet sich direct mit dem freien Ende an den fremden Gegenstand an. Experimente, an Arca angestellt, haben gezeigt, dass ausgewachsene Muscheln, einmal abgelöst, sich mit dem alten Byssus nicht mehr festheften können, sondern den letzteren abwerfen und einen neuen erzeugen; junge Thiere dagegen vermögen sich ein zweites Mal mit dem bereits festgehefteten und wieder abgelösten Byssus zu befestigen, weil bei ihnen noch Secret zwischen den noch nicht ganz erstarrten Lamellen bis zum freien Ende durchzudringen vermag.

Die Beziehungen, welche zwischen der Ausbildung des Fusses und derjenigen des Byssusapparates existiren, lassen sich in grossen Zügen etwa folgendermaassen darstellen.

1) Fuss in ursprünglicher Form mit flacher Sohle ohne Furche, mit einer einfachen Einstülpung ohne Byssus (meiste Protobranchier: Solemya, Leda, Yoldia, Malletia).

2) Fuss ebenso. Im Grunde der einfachen Einstülpung eine wenig vorspringende Lamelle, Byssus sehr wenig entwickelt, vielleicht auch gar nicht zur Abscheidung kommend (Nucula).

3) Die Einstülpung gliedert sich in die Byssushöhle und den Kanal. Byssusdrüse und Byssus stark entwickelt. In Folge der starken Entwickelung des Byssus verliert der Fuss seine Bedeutung als Locomotions-

organ; seine flache Sohle verschwindet, er wird entweder fingerförmig oder zungenförmig, ist oft klein oder von mässiger Grösse und dient zum Anheften des Byssus. In sehr zahlreichen Fällen bildet sich vor der Oeffnung des Kanales die Byssusfurche und an der vorderen Spitze des Fusses die Erweiterung derselben aus. Hieher gehören sehr zahlreiche Muscheln, vorzugsweise Formen, die sich mit ihrem Byssus an Felsen, Steinen, Pflanzen. Muscheln, Schneckenschalen u. s. w. vor Anker legen. Dabei kann die Verankerung eine mehr dauernde oder eine mehr vorübergehende, festerere oder losere sein (Limidae, Spondylidae, Pectinidae pp., Mytilidae, Arcidae pp., Carditidae pp., Erycinidae, Galeommidae, Tridacnidae, Cyprinidae pp., Veneridae pp., Glycimeridae, Myidae pp. etc.).

Bei den Muscheln mit stark entwickeltem Byssus bildet sich ein Theil der Fussmuskeln, indem sie sich an die Byssushöhle ansetzen, zu Byssusretractoren aus.

Für die Galeommidae (Muscheln mit theilweise oder ganz innerer, vom Mantel bedeckter Schale) und verwandte Formen ist zu erwähnen, dass bei ihnen der Fuss trotz vorhandenem Byssusapparat secundär eine verbreiterte Sohle erlangen und zeitweise als Kriechfuss functioniren kann.

4) Zahlreiche Muscheln besitzen im erwachsenen Zustande weder Byssus noch Byssusdrüse mehr, aber es können sich die Byssushöhle, der Kanal und sogar die Byssusretractoren (z. B. bei Trigonia) erhalten. Byssusapparate können bei nahen Verwandten bald mit, bald ohne Byssus vorkommen. Der Fuss nimmt gewöhnlich bei den mit einem byssuslosen Byssusapparat ausgestatteten Formen eine stärkere Entfaltung und dient als zungen-, keil- oder beilförmiges Organ zur Locomotion (Eindringen und Vorwärtsbohren im Sande oder Schlamme, Springbewegung bei Trigonia). Die meisten hieher gehörigen Formen sind Schlamm- oder Sandthiere (Arcidae pp., Carditidae pp., Cyprinidae pp., Tellinidae, Scrobiculariidae, Myidae pp., Cardiidae pp., Lucinidae [Fuss wurmförmig], Donacidae etc.).

5) Bei starker Entwickelung des zungen- oder beilförmigen, bisweilen knieförmig geknickten, fleischigen, stark schwellbaren Fusses ist jede Spur des Byssus und Byssusapparates im erwachsenen Zustande verschwunden (Unionidae pp., viele Veneridae, Cyrenidae pp., Psammobiidae, Mesodesmatidae, Solenidae, Mactridae). Alle diese Muscheln sind Schlammbewohner. Ausserordentlich stark ist der fleischige, ganz nach vorn gerichtete Fuss bei den Soleniden entwickelt, wo er häufig nicht ganz in die Schale zurückgezogen werden kann, so dass die Schale vorn klafft. Dick zungenförmig ist der Fuss bei Solenocurtus, keulenförmig, am Ende abgestutzt bei Pharus, Cultellus, Siliqua und Ensis, cylindrisch, am Ende eiförmig angeschwollen bei Solen.

6) Der Fuss kann bei fehlendem Byssus rudimentär werden (Chamacea) oder ganz verschwinden (Ostreiden) bei Formen, die festsitzend mit der einen Schalenklappe dem harten Untergrunde aufgewachsen sind; er ist ferner auf ein kleines, meist fingerförmiges Rudiment reducirt bei Formen, die, im Schlamme oder in selbst gebohrten Höhlungen im Gesteine etc. lebend, ihren Körper mit einer accessorischen Kalkröhre umgeben (Gastrochaeniden, Clavagelliden). Besonders interessant ist die Reihe der bohrenden Pholadiden. Pholas besitzt einen stempel- oder saugnapfförmigen Fuss, der, zwischen den weit klaffenden Schalenklappen vortretend, sich beim Bohren anheftet. Bei Pholadidea und Jouannetia hingegen besitzen nur die Jugendstadien, so lange sie ihre Wohnlöcher

bohren, einen solchen Fuss. Sind aber die Wohnlöcher einmal ausgehöhlt, so verwächst der Fussschlitz des Mantels, die klaffende Vorderseite der Schale wird ebenfalls durch das mit dem Namen Callum bezeichnete accessorische Schalenstück geschlossen, und der Fuss verkümmert vollständig. Die Thiere sind dann keiner Locomotion mehr fähig.

Auch bei der festsitzenden Anomia ist der Fuss klein. Er hat aber hier trotzdem eine grosse Bedeutung als Träger des Byssusapparates. Das Schliessknöchelchen, durch welches diese Muschel mit der Unterlage verkittet ist und welches den tief in die rechte Schalenklappe hineingerückten Byssusausschnitt ausfüllt, muss als ein verkalkter Byssus betrachtet werden.

Manche Muscheln (Crenella, Lima, Modiola) spinnen mit ihrem Byssus ein Byssusgeflecht, in dem sie sich, wie in einem Neste, aufhalten und zu dessen Verstärkung sie allerlei Fremdkörper mit Byssusfäden verkleben.

## E. Cephalopoda.

Man hat bis heute darüber discutirt und darüber Untersuchungen angestellt, ob und welche Theile des Cephalopodenkörpers dem Fusse der übrigen Mollusken entsprechen. Als ziemlich sicher kann jetzt gelten, dass der Molluskenfuss bei den Cephalopoden bildet:

1) die Arme (Brachialschirm) und
2) den Trichter.

Die Arme werden aufgefasst als seitliche Fortsätze eines Molluskenfusses, die sich rechts und links an den Kopf vorgeschoben und vor demselben vereinigt haben, so dass der Kopf rings vom Fusse umgeben wird, und der Mund in die Mitte der Bauchseite des Fusses, d. h. in die Mitte des Armkranzes oder Brachialschirmes gerückt ist. Für die Fussnatur des Armkranzes sprechen wichtige anatomische und ontogenetische Thatsachen: 1) Die Arme werden vom Brachialganglion innervirt, welches, unter dem Schlunde gelegen, eine vordere Abgliederung des Pedalganglions darstellt. 2) Die Arme treten ontogenetisch nicht in ihrer definitiven Lage rings um den Mund auf, sondern auf der Bauchseite, hinter dem Munde, zwischen diesem und dem After, jederseits in einer Reihe. Erst secundär schiebt sich die Doppelreihe um den Mund herum nach vorn und bildet den Armkranz des nun-

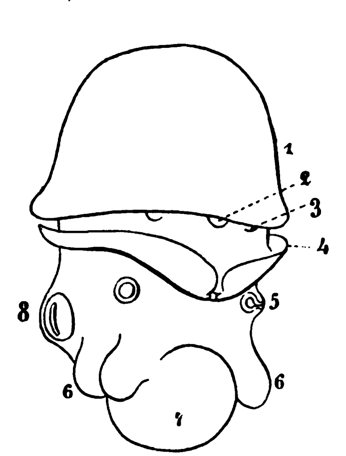



Fig. 178. **Cephalopodenembryo**, schief von hinten links, nach GRENACHER 1874. *1* Mantel, *2* Anus, *3* rechtes Ctenidium, *4* Trichteranlage, *5* Gehörorgan, *6* Arm *7* Dottersack, *8* linkes Auge.

mehrigen Kopffusses. (Nach einer anderen Ansicht wären die Ar[me] Kopfanhänge, den Kopftentakeln der Pteropoden vergleichbar.)

An der Fussnatur des Trichters ist selten gezweifelt wor[den]. Er wird vom Pedalganglion innervirt. Seine 2 seitlichen, bei Nauti[lus]

zeitlebens getrennten, bei den Dibranchia sich getrennt anlegenden Lappen dürften als Epipodiallappen aufzufassen sein. Vorstehende Abbildung eines Cephalopodenembryos, an welchem die Anlagen des Trichters in typischer Epipodiallage als 2 seitliche, über dem Fuss und unter dem Eingeweidesack von vorn nach hinten ziehende Falten auftreten, dürfte zur Rechtfertigung dieser Anschauung beitragen.

Bei Nautilus und fast allen Decapoden findet sich im Innern des Trichters eine Trichterklappe, sowie bei den Dibranchiaten allgemein verbreitet ein Drüsenorgan von wechselnder Form, das sogen. Trichterorgan (MÜLLER'sches oder VERRILL'sches Organ). Letzteres ist wegen seiner variablen Gestalt auch für die Systematik von Interesse.

Ueber die Form des Trichters vergl. p. 44 u. ff.

### Die Arme der Tetrabranchia (Nautilus).

Der Kopffuss von Nautilus (Fig. 180) trägt zahlreiche, rings um den Mund gestellte Tentakel, die sich aber nicht direct auf dem den Mund umgebenden Integumente erheben, sondern auf besonderen Lappen stehen, die in den beiden Geschlechtern in verschiedener Weise ausgebildet sind. Der wichtigste Theil eines jeden Tentakels ist der Cirrus, d. h. die distale Partie, welche in den dicken, fleischigen Basaltheil wie in eine Scheide zurückgezogen werden kann. Jeder Cirrus erscheint fein geringelt; die Leisten, resp. Vertiefungen, welche die Ringelung hervorrufen, sind auf der inneren, der Mundöffnung zugekehrten Seite der Cirren viel stärker ausgebildet als auf der äusseren Seite (Fig. 179). Nach einer Ansicht sind nicht die Tentakel, sondern die Lappen, von welchen sie getragen werden, den Armen der Dibranchiaten zu vergleichen und die Tentakel selbst vielleicht den Saugnäpfen der Dibranchiatenarme. Neuerdings findet aber die auch früher schon vertretene Anschauung mehr Anklang, dass ein einzelner Tentakel einem solchen Arme entspricht und die ringförmigen Leisten und Gruben der Nautilustentakel die Vorläufer der Saugnäpfe der Dibranchiatenarme darstellen. Bei den Dibranchiaten wäre dann natürlich die Zahl der Tentakel bedeutend reducirt worden.

Betrachten wir nun den Kopffuss von seiner Bauchseite, so dass wir den Mund in der Mitte des ausgebreiteten Lappen- und Tentakelcomplexes vor uns sehen, so bemerken wir beim Weibchen (Fig. 180, untere Figur) unmittelbar an den Mund angrenzend 3 Lappen, 2 seitliche und einen hinteren, das sind (im Kranze der Lappen und Tentakel) die 3 inneren Lappen. Der hintere, innere Lappen theilt sich gegen die Spitze zu, und jede Hälfte trägt 10—14 Tentakel. An der Theilungsstelle liegt median ein gefaltetes Organ, dessen Lamellen wohl modificirte Tentakel darstellen. Die Function dieses lamellösen Organes

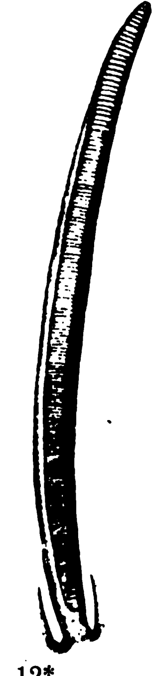


Fig. 179. **Cirrus des vierten äusseren Tentakels von Nautilus macromphalus**, nach VAYSSIÈRE, 1896. Ansicht von der inneren (Mund-)Seite.

ist sehr zweifelhaft, vielleicht ist es sensorieller Natur, vielleicht steht es auch zur Geschlechtsfunction in einer Beziehung. Jeder innere Seitenlappen trägt 12 Tentakel. Ausserhalb der 3 inneren Lappen bildet der Fuss eine musculöse Ringfalte, die besonders vorn dick ist und

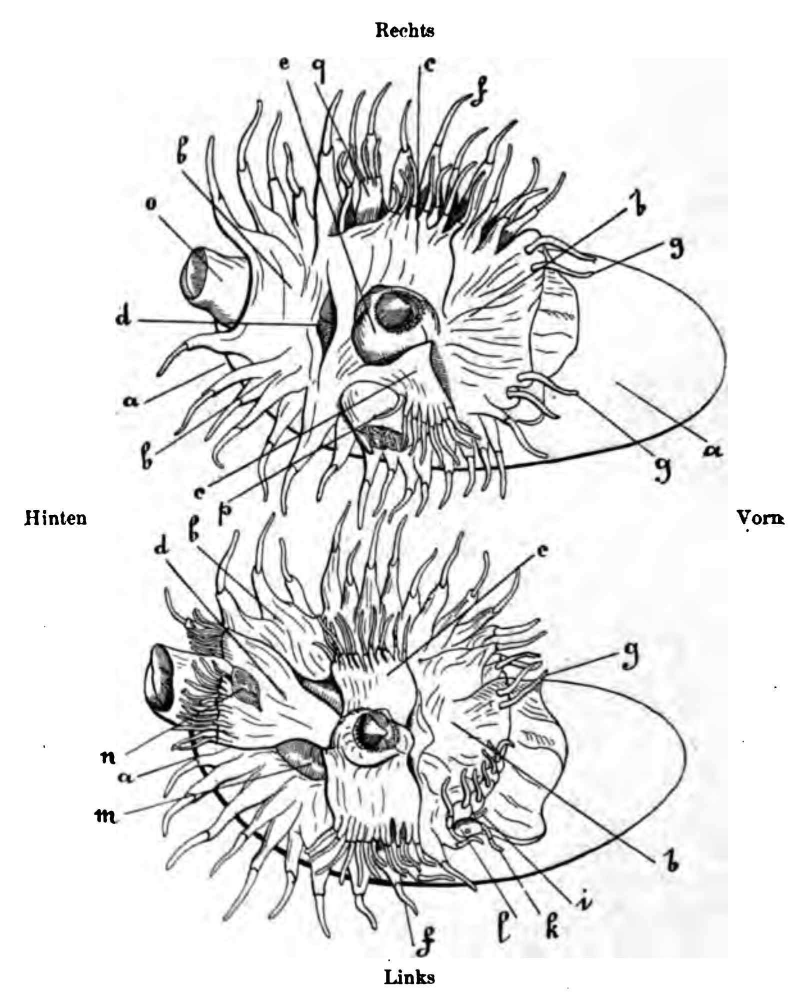



Fig. 180. **Circumoraler Tentakelkranz von Nautilus pompilius**, nach LANKESTER und BOURNE, 1883. Von der oralen oder Bauchseite. Oben Männchen, unten Weibchen. *a* Schale, *b* äussere Ringfalte und Kopfkappe mit ihren Tentakeln *g*, *c* die beiden seitlichen inneren Lappen, beim Männchen bildet der linke innere Lappen den Spadix oder Hectocotylus *p* und auf der rechten Seite den Antispadix *q*, *d* der hintere innere Lappen, beim Männchen reducirt, *n* lamellöses Organ (Geruchsorgan?), *e* Kiefer im Mundkegel, *f* die Tentakel der äusseren, musculösen Ringfalte, *m* paariges lamellöses Organ, *o* Trichter, *l* Auge, *i* und *k* Augententakel.

hier einen Lappen bildet, die sogen. Kopfkappe, welche bei eingezogenem Kopffuss die zurückgezogenen Tentakel bedeckt und deckelartig die Mündung der Schale verschliesst. Diese Kopfkappe wird als das erste Tentakelpaar betrachtet: die Scheiden dieser 2 Tentakel sind enorm

vergrössert und verschmolzen. Die äussere Ringfalte trägt jederseits 19 Tentakel.

Ausser diesen dem Fusse angehörigen Tentakeln finden sich jederseits noch 2, einer unter, einer über dem Auge. Sie zeigen ähnliche Structur, wie die übrigen Tentakel, ihre ringförmigen Gruben sind aber stellenweise bewimpert. Sie werden als Riechorgane angesehen; nach der Innervation gehören sie auch zum Fusse (Fig. 181 u. 182).

Beim Nautilusmännchen (Fig. 180, obere Figur) ist der hintere, innere Fusslappen rudimentär oder, besser gesagt, stark modificirt (VAN DER HOEVEN's Organ). Es trägt eine Reihe von Lamellen, deren Zahl derjenigen der Tentakel und Lamellen des hinteren, inneren Lappens des Weibchens entspricht. Ueber seine Function gilt das Gleiche, was vom

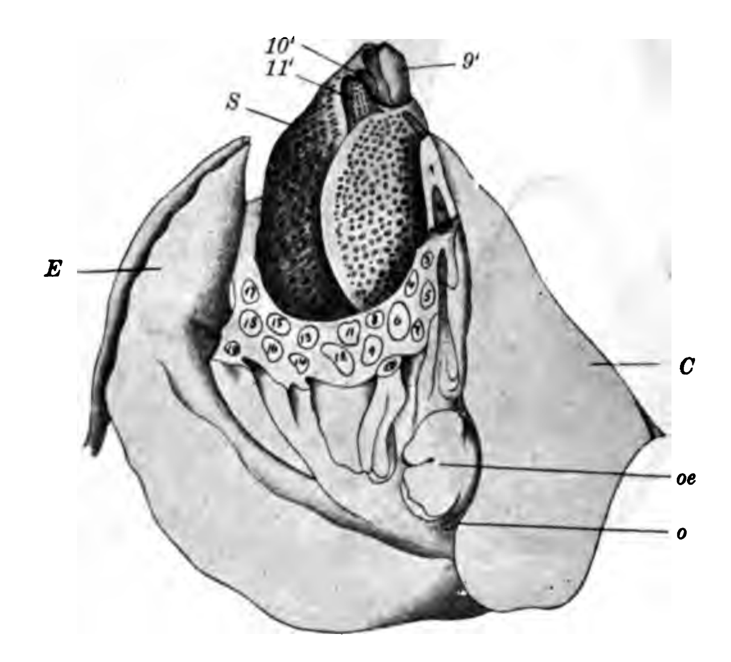



Fig. 181. **Präparat von einem Männchen von Nautilus macromphalus zur Demonstration des Spadix**, nach VAYSSIÈRE, 1896. *C* Kopfkappe, *E* Trichter, *S* Spadix, *oe* Auge, *o* Augententakel, *1* bis *19* Tentakel der äusseren Ringfalte, deren Cirren bis auf diejenigen des ersten und zweiten abgeschnitten sind, Tentakel *1* geht in die Kopfkappe über. *9'*, *10'* und *11'* drei der zum Spadix umgewandelten Tentakel des inneren Seitenlappens. Der vierte Tentakel des Spadix, d. h. der zwölfte des inneren Seitenlappens ist in der Abbildung nicht sichtbar.

lamellösen Organ des Weibchens gesagt wurde. Die beiden inneren Seitenlappen sind jederseits in 2 Bezirke getheilt, von denen der vordere 8, der hintere 4 Tentakel umfasst. Die letzteren 4 Tentakel sind auf einer Seite, bald auf der rechten, bald auf der linken (das wechselt je nach den Individuen) stark modificirt, zu einem musculösen, conischen Körper vereinigt, der Spadix genannt wird; sein Gegenstück ist der Antispadix. Die 3 vorderen der modificirten Tentakel des Spadix, die am stärksten umgewandelten, werden von einer gemeinsamen Scheide umgeben, der letzte, der zwölfte des ganzen inneren Seitenlappens, lässt

deutlich die Tentakelnatur erkennen und wird nur noch zum Theil von dem freien Rande der Spadixscheide umhüllt. Dieser Spadix (Fig. 181) wird als der hectocotylisirte Fusstheil von Nautilus betrachtet (siehe Geschlechtsorgane) und spielt wahrscheinlich irgend eine Rolle bei der Begattung.

Von gewissem Interesse ist die neulich festgestellte Thatsache, dass sich Nautilus seiner Tentakel nicht nur bedient, um die Beute zu ergreifen, sondern dass er sich mit denselben auch sehr fest an fremden Gegenständen anheften kann (Fig. 182). Wie weiter unten auch für die kriechenden Octopoden constatirt wird, lässt ein solches Functioniren des Kopffusses sehr wohl einen Vergleich mit der Function der Fusssohle der Schnecken zu.

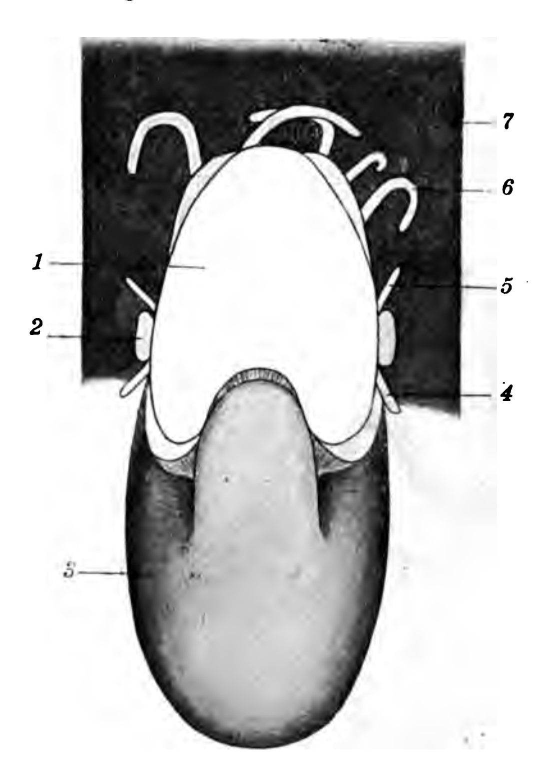



Fig. 182. **Nautilus macromphalus**, mit den Kopftentakeln an einem fremden Gegenstand festgeheftet, Ansicht von vorn, nach WILLEY, 1897. *1* Kopfkappe, *2* Auge, *3* Schale, *4* oberer, *5* unterer Augententakel, *6* Kopftentakel, an einem fremden Gegenstand *7* festgeheftet. Die Anheftung erfolgt nicht mit den Spitzen, sondern an den Umbiegungsstellen der Tentakel.

## Dibranchia.

Die Dibranchia besitzen entweder 8 oder 10 Arme, welche den Mund kranzförmig umstellen und auf ihrer Unterseite mit in einer oder mehreren Längsreihen stehenden Saugnäpfen bewaffnet sind. Die Saugnäpfe der Octopoden sind sitzend, die der Decapoden gestielt und durch einen Chitinring gestützt. Zu diesen Saugnäpfen können sich noch Reihen von Cirren gesellen, und sie können sich stellenweise zu Hacken oder Krallen (z. B. Onychoteuthis) umwandeln.

Bei manchen Octopoden sind die langen Arme an ihrer Basis, ja gelegentlich bis an ihre Spitze, durch eine Membran verbunden. Im letzteren Falle gleicht der Armkranz einem Regenschirm, seine Membran dem Tuch, die Arme den radiären Spangen. Wo die Spangen am Stock zusammentreffen, würde der Mund liegen. Die Octopoden können auf ihrem Armkranz bei erhobenem Eingeweidesack kriechen. In dieser Stellung sind sie am leichtesten mit Schnecken zu vergleichen, indem dann die ventrale Seite des Armkranzes, auf der sie kriechen, der Fusssohle der Schnecken ähnlich functionirt.

Die Decapoden haben 10 Arme, von denen 8 gleichartige den 8 Octopodenarmen entsprechen, nur dass sie kürzer und fast nie durch

Membranen verbunden sind. Die 2 übrigen Arme, die Fangtentakel, inseriren zwischen dem 3. und 4. Octopodenarme jederseits und sind von ihnen abweichend gebaut, lang, wurmförmig mit angeschwollenen, mit Saugnäpfen, Hacken etc. bewaffneten Enden. Die Fangtentakel sind sehr contractil und bei zahlreichen Decapoden (z. B. Sepia) im Ruhezustande in besonderen Kopfhöhlen verborgen. Diese Höhlen entsprechen wahrscheinlich morphologisch den Wasserporen, welche häufig auch anderswo an der Basis der Arme oder am Kopfe vorkommen. Beim Verfolgen der Beute werden die Fangtentakel mit Vehemenz aus diesen Höhlen oder Scheiden vorgeschleudert. Es giebt indessen Formen unter den Decapoden, bei denen diese Tentakelarme (beim erwachsenen Thiere wenigstens) rudimentär sind oder ganz fehlen, z. B. Leachia, Chaunoteuthis, Veranya: sie stellen also „achtarmige“ Decapoden vor.

Von den 8 oder 10 Armen der Dibranchiaten ist fast immer einer (seltener 2) im männlichen Geschlechte in besonderer Weise umgestaltet (hectocotylisirt) und spielt bei der Begattung eine Rolle. Bei einigen Octopoden löst er sich sogar vom Körper los und wird wieder regenerirt.

Der hectocotylisirte Arm ist bei den Octopoden gewöhnlich der 3. Arm der rechten, bei den Decapoden der 4. Arm der linken Seite. (Man zählt die Arme von vorn nach hinten.)

Beim Argonautaweibchen ist das erste Armpaar segelförmig verbreitert und schlägt sich auf die Aussenseite der Schale zurück.



Fig. 183. **Nautilus pompilius** nach einer Photographie, aufgenommen von einem lebenden Exemplar von WILLEY in Ralum, Neu-Guinea, 1895, Q. J. M. Sc. 1896.

Alle Cephalopoden, auch die plumperen Octopoden, sind gute Schwimmer. Beim Schwimmen spielen Mantel und Trichter die Hauptrolle. Wasser wird abwechselnd durch die Mantelspalte in die Mantelhöhle aufgenommen und durch den Trichter in kräftigem Strahl ausgestossen, wobei durch den Rückstoss der Körper in der Richtung des Eingeweidesackes fortgeschnellt wird. Beim Ausstossen des Wassers wird die Mantelspalte durch den Mantelschliessapparat verschlossen, so dass alles in die Mantelhöhle aufgenommene Wasser durch den Trichter ausströmen muss. Manche Decapoden können auch mit dem Kopffuss voran schwimmen, indem sie das untere Ende des Trichters aufwärts krümmen, so dass der Wasserstrahl in der Richtung des Eingeweidesackes austritt. Die Arme werden beim Schwimmen aneinandergelegt, damit der Reibungswiderstand möglichst gering werde. Octopoden, vornehmlich solche mit Interbrachialmembran, helfen ihren Schwimmbewegungen nach, indem sie ihren Armkranz öffnen und schliessen, wie einen Regenschirm. Siehe auch die Abbildung des schwimmenden Nautilus, Fig. 183.

## XI. Wasseraufnahme.

Der Fuss vieler Muscheln und Schnecken kann geschwellt, dabei aus der Schale oder dem Gehäuse vorgestreckt und zur Locomotion verwendet werden. Wie die Schwellung geschieht, darüber herrschten bis vor kurzem noch die verschiedensten Ansichten. Die Annahme war viel verbreitet, dass von aussen Wasser in das Blut- oder in ein gesondertes Wassergefässsystem aufgenommen werde. Auch über die Wege der Wasseraufnahme war man verschiedener Ansicht. Das Wasser sollte durch Oeffnungen oder Poren am Fusse aufgenommen werden. Es wurde nun aber festgestellt, dass solche Poren entweder nicht existiren, oder dass sie die Oeffnungen von Fussdrüsen (Byssusdrüse, Fusssohlendrüse) sind. Das Wasser sollte durch Intercellulargänge zwischen den Epithelzellen des Fusses hindurch aufgenommen werden. Auch diese Annahme hat sich als irrig erwiesen. Das Wasser sollte durch die Nephridien in das Pericard geleitet und von diesem aus dem Blutgefässsystem mitgetheilt werden. Aber das Pericard hat sich als ein vom Blutgefässsystem vollständig abgeschlossener Sack erwiesen. Auch noch andere Ansichten über Wasseraufnahme wurden geäussert und später widerlegt.

Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse bleibt mit Ausnahme eines einzigen, gleich zu besprechenden Falles nur die Annahme übrig, dass der Fuss durch Blutzudrang geschwellt wird, wobei ein Zurückfliessen des Blutes aus dem Fuss in den übrigen Körper durch Muskelsphincter verhindert wird (Blutstauung). Siehe auch unter Circulationssystem: Keber'sche Klappe bei Lamellibranchiern.

Der eben erwähnte Fall ist der von Natica Josephina. Hier kann nicht daran gezweifelt werden, dass Wasseraufnahme zum Zwecke der Schwellung des Fusses stattfindet. Sie geschieht sehr rasch, in weniger als 5 Minuten. Das auf Reize hin wieder abgegebene Wasser nimmt das doppelte, ja das dreifache Volumen der leeren Naticaschale ein. Das Wasser wird durch sehr kleine (makroskopisch nicht sichtbare) Spalten, welche am Fussrande liegen (wahrscheinlich sogar durch eine einzige, sehr enge, dem Fussrand entlang verlaufende Spalte) aufgenommen und in ein im Fusse liegendes System von Wasserräumen geführt, welches von allen übrigen Hohlräumen des Fusses, also namentlich auch von dem

(bei Natica geschlossenen) Blutgefässsystem vollständig abgeschlossen ist, so dass von einer directen Wasseraufnahme in das Blutgefässsystem durch Fussporen nicht die Rede sein kann. Die Wasserspalten am Fussrande können durch ein System von Schliessmuskeln, die sich vom oberen zum unteren Rande der Spalten erstrecken, geschlossen werden.

Was die Wasseraufnahme im Allgemeinen anbetrifft, so zeigen in neuester Zeit bei Nacktschnecken (Limax cinereus) angestellte Versuche, dass hier Wasser durch die Haut eintreten kann, und zwar höchst wahrscheinlich durch die Oeffnungen der Schleimdrüsen, indem der quellbare Schleim das Wasser einsaugt. Die Ansicht, dass durch die Schleimdrüsen Wasser aufgenommen werden könne, ist übrigens früher schon geäussert worden, wie denn über diese Frage überhaupt eine sehr umfangreiche Litteratur vorliegt.

## XII. Musculatur und Endoskelet.

In diesem Kapitel soll gänzlich vernachlässigt werden die den einzelnen Organen eigene Musculatur, z. B. die Musculatur der einzelnen Theile des Darmkanals, die Musculatur des Herzens, der Begattungsapparate etc., ferner die Musculatur der Cutis und auch die für die Locomotion so wichtige Eigenmusculatur des musculösesten Organes, des Fusses, die entsprechend der so sehr verschiedenen Ausbildung und Functionsweise in unzähligen Nüancirungen auftritt.

Wir besprechen hier nur die allgemeine Körpermusculatur, und diese erhält ihr Gepräge durch die Ausbildung der Molluskenschale, die dem ganzen Weichkörper Schutz gewähren soll. Damit dieser Schutz ein vollständiger werde, ist im Allgemeinen die Molluskenorganisation, im Einzelnen in verschiedener Weise, so eingerichtet, dass alle Weichtheile im Innern der Schale geborgen werden können, und dass die Schale selbst geschlossen werden kann. Die Schale fungirt dann als Skelet, als passives Bewegungsorgan, an welches sich diejenigen Muskeln anheften, die bei ihrer Contraction die Weichtheile in die Schale zurückziehen, und diejenigen, die bei ihrer Contraction die Schale schliessen oder verschliessen.

Es liegt auf der Hand, dass die Musculaturverhältnisse sich da secundär wieder stark ändern, wo die Schale rudimentär wird oder ganz verschwindet.

Die Musculatur der Mollusken ist n i c h t quergestreift.

Die Structur der Muskelfasern zeigt bei den Weichthieren grosse Variationen, die mit der physiologischen Leistung zusammenhängen und auf die hier nicht eingetreten werden kann, für deren Studium vielmehr auf die histologischen Specialarbeiten verwiesen werden muss. In manchen Fällen ist auch eine Querstreifung der Fasern einzelner Muskeln beschrieben worden, die im Allgemeinen einer ächten Querstreifung nicht gleichzusetzen ist, hie und da aber von einer solchen kaum unterschieden werden kann.

### A. Amphineura.

Die Musculatur der Chitoniden ist in neuerer Zeit genau untersucht worden. Sie ist der Gesammtorganisation dieser Thiere, speciell

auch der Gliederung der Schale in einzelne Stücke angepasst und weicht deshalb in ihrer Anordnung ganz wesentlich von dem Bilde ab, das die Musculatur der anderen Mollusken gewährt. Wir können bei den Chitonen unterscheiden:

1) Die der Schale zugehörige Musculatur, d. h. Muskelgruppen, welche die einzelnen Schalenstücke verbinden. Typischer Weise finden sich zwischen 2 Schalenstücken a) 2 mediane dorsale Muskeln (Musculi recti), b) 2 schief nach aussen verlaufende (Musculi obliqui), c) jederseits lateral in der Richtung der Längsaxe verlaufende Muskelbündel (Musculi longitudinales laterales) und d) am Vorderrand eines Schalenstückes je ein quer verlaufender Muskel (Musculus transversus).

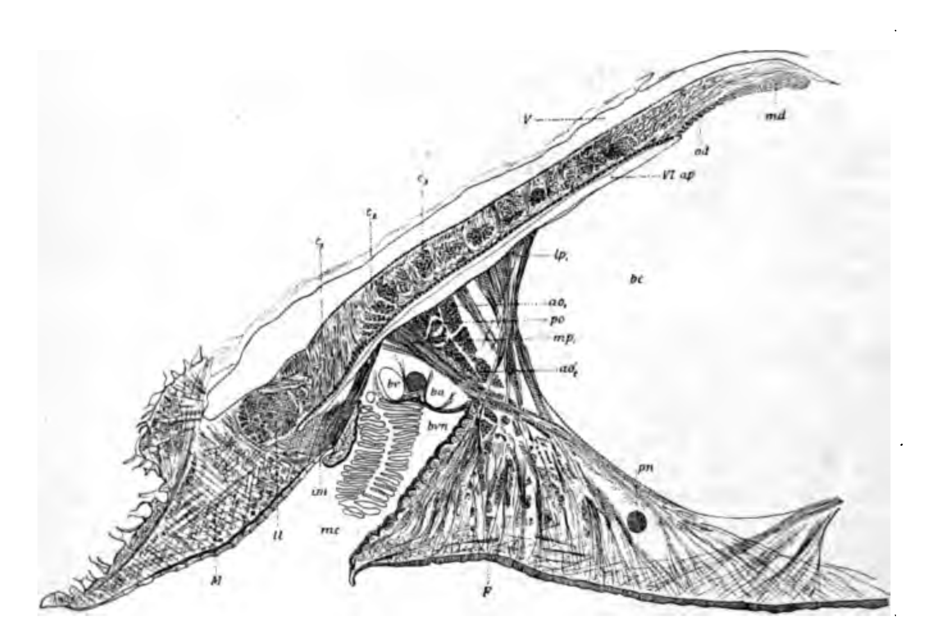


Fig. 184. **Querschnitt durch Chiton zur Demonstration der Musculatur,** nach SAMPSON, 1895. Der Schnitt geht durch die vordere Gruppe der Fussmuskeln unter Schalenstück *VI*. Es ist nur eine Hälfte des Schnittes dargestellt. *V* Fünftes Schalenstück, *VI ap* Apophyse des sechsten Schalenstückes, *ba* zuführendes, *bv* abführendes Kiemengefäss, *bvn* Pleurovisceralstrang, *bc* Körperhöhle, *F* Fuss, *M* Mantel, *mc* Mantelhöhle, *pn* Fussstrang, Muskeln: $ao_1$ antero-obliquus der vorderen, $ao'_2$ antero-obliquus der hinteren Gruppe von Fussmuskeln, *po* postero-obliquus der vorderen Gruppe, $mp_1$ medio-pedalis der vorderen Gruppe, $lp_1$ latero-pedalis der vorderen Gruppe. — *ll* Musc. longitudinalis lateralis der Schale, *md* Musc. medianus-dorsalis (rectus) der Schale, *od* Musc. obliquus-dorsalis (obliquus) der Schale, $c_1$, $c_2$, $c_3$ Muskelkissen (transversus) zwischen den übereinander liegenden Theilen zweier Schalenstücke, *im* innerer Mantelmuskel.

2) Die Musculatur des Fusses, deren Verlauf im Allgemeinen dorso-ventrale Richtung zeigt und die auch wieder der Schale entsprechend gegliedert ist. Unter jedem Schalenstücke mit Ausnahme des vordersten und hintersten, unter denen die Gruppirung der Muskeln vom gewöhnlichen Verhalten abweicht, finden sich 2 Paare von Muskelgruppen, ein vorderes Paar und ein hinteres Paar. Da die Chitonen vollkommen bilateral-symmetrisch gebaut sind, entspricht die Grup-

pirung auf der einen Körperseite derjenigen auf der anderen. Jederseits lassen sich nun sowohl in der vorderen wie in der hinteren Muskelgruppe 3 Muskelzüge auseinander halten, die alle von den Schalenstücken hinunter zum Fusse ziehen: a) ein Musculus latero-pedalis, dorso-ventral ausserhalb des Pedalstranges verlaufend, b) ein Musculus medio-pedalis, der sich am Schalenstück ausserhalb des Musculus latero-pedalis anheftet, letzteren kreuzt und in transversaler Richtung schief gegen die Medianlinie des Fusses verläuft; er zieht innerhalb des Pedalstranges durch, und einzelne Fasern überschreiten die Mediane, c) ein Musculus antero-obliquus, der dorsal zwischen den Anheftungsstellen der beiden genannten Muskeln beginnt und schräg nach vorn in den Fuss zieht. In jeder vorderen Muskelgruppe kommt hiezu noch d) ein Musculus postero-obliquus, der von der Schale weg schräg nach hinten in den Fuss zieht (Fig. 184).

Diese gesammte Musculatur des Fusses entspricht wohl dem Schalenmuskel der Fissurelliden etc., dem Spindelmuskel der übrigen Gastropoden.

3) Die Musculatur des Mantels, auf deren Anordnung wir nicht näher eintreten wollen.

Das Muskelsystem der Solenogastres sei an dem Beispiel Proneomenia, wo es genau untersucht wurde, beschrieben. Wohl im Zusammenhang mit der Rückbildung des Fusses und der Ausbildung der wurmförmigen Körpergestalt hat sich eine Art Hautmuskelschlauch ausgebildet, in welchem wir einige im Vergleich zu der Dicke der Epidermis sehr dünne Schichten in verschiedener Richtung verlaufender Muskelfasern unterscheiden können. Der Hautmuskelschlauch liegt der Epidermis von innen dicht an. Zu äusserst liegt eine Schicht circulärer Muskelfasern (Ringfaserschicht), dann folgt eine Schicht von Diagonalmuskelfasern, die einander unter rechtem Winkel, die Ring- und Längsfasern aber unter einem Winkel von 45° kreuzen. Zu innerst liegt eine Schicht longitudinaler Fasern. Diese ist besonders auf der Bauchseite, rechts und links von der Bauchfurche, stark entwickelt. Aus der Ringmuskelschicht lösen sich beiderseits Fasergruppen ab, welche von beiden Seiten gegen die Basis des rudimentären Fusses convergiren und sich theilweise über demselben kreuzen. Dabei verlaufen die von der seitlichen und oberen Körperwand stammenden Faserbündel im Innern der Septen, welche die aufeinander folgenden Seitendivertikel des Darmkanals trennen.

Die geschilderte Anordnung der Musculatur kann als Schema für die ganze Abtheilung der Solenogastres gelten; doch zeigen die anderen Formen im Einzelnen sehr starke Abweichungen, so dass ein Vergleich mit der Anordnung der Musculatur bei Chiton kaum möglich ist.

## B. Gastropoda.

Der einzige, wichtige, in Betracht kommende Muskel ist der Spindelmuskel (Musculus columellaris). Er setzt sich im Inneren der Schale an die Spindel an, zieht an der rechten Seite des Eingeweidesackes und am rechten Rande der Mantelfalte der Spindel entlang herunter, tritt dann in die Rückenseite des Fusses ein, in welchem er ausstrahlt. Der Spindelmuskel ist der Rückziehmuskel des Thieres in die Schale.

a) Prosobranchia.

Der Spindelmuskel ist überall in typischer Form entwickelt. setzt sich einerseits an die Spindel der letzten Windung der Scha andererseits an das auf der Dorsalseite des Metapodiums liegende Op culum an.

Einige Prosobranchier, so die meisten Fissurelliden, Haliotiden u Docoglossen, benutzen ihren Fuss mehr als Saugnapf, um sich fest einer harten Unterlage zu befestigen. Diese Formen besitzen kein Deckel. Der Spindelmuskel steigt hier senkrecht in den Fuss hinun und drückt bei seiner Contraction die Schale fest der Unterlage an. ist bei Haliotis (Fig. 185), dessen ohrförmige Schale noch gewunden i cylindrisch, übrigens ausserordentlich stark entwickelt, ungefähr in Mitte des Thieres, etwas mehr rechts gelegen, senkrecht auf der Fu

Fig. 185.

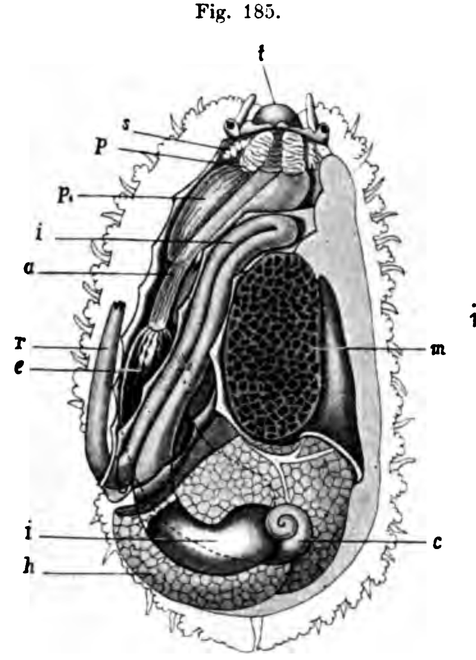



Fig. 186.

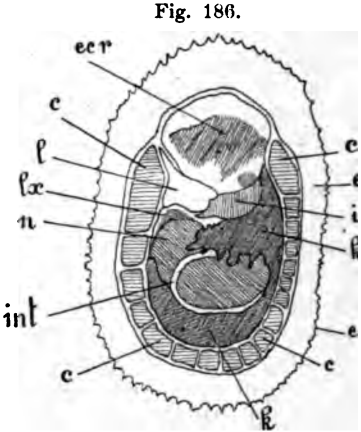



Fig. 186. **Patella,** von ob nach Entfernung der Schale, nach L. KESTER, Encycl. brit. *c* Die einzeln den auf dem Querschnitt hufeisenför gen Schalenmuskel zusammen tzenden Muskelbündel, *l* Pericard, Scheidewand hinter dem Pericard, *n* V dauungsdrüse, *int* Darm, *k* grösse rechtes, *i* kleineres linkes Nephridiu *e* Mantelsaum, sich vorne zu der Man falte *ecr* verbreiternd, *em* Mantelra

Fig. 185. **Haliotis,** von oben, nach Entfernung der Schale, des Mantels und ganzen Rückenintegumentes, nach WEGMANN, 1884. *t* Schnauze, *s* und *p* Speicheldrüsen, seitliche Taschen des Oesophagus, *i* Mitteldarm, *a* Oesophagus, *r* Enddarm, *e* Magen Coecum *c*, *h* Verdauungsdrüse (Leber), ihr rechts neben dem grossen Schalenmusk *m* liegender Theil ist noch von der Genitaldrüse bedeckt. Rings um den Körper her das gefranste Epipodium.

scheibe stehend. Die Mantelhöhle und die Eingeweide verdrängt er a die linke Seite. Bei zahlreichen Fissurelliden und den Docoglossa die Schale napfförmig und symmetrisch geworden. Der Spindelmusk welcher dementsprechend stark verkürzt ist, steigt direct von der Inne fläche der Schale zum Fusse herunter, ist aber nicht mehr cylindris sondern auf dem Querschnitt hufeisenförmig (Fig. 186), indem er

Visceralmasse von hinten umfasst. Er nimmt die Gestalt eines vorn offenen, niederen, abgestutzten Hohlkegels an, der sich mit seiner oberen, hufeisenförmigen Schnittfläche an der Schale anheftet, mit seiner ebenfalls hufeisenförmigen Basis aber in den saugscheibenförmigen Fuss eintritt und in seinem Innern die Visceralmasse birgt.

Ganz ähnliche Verhältnisse kehren überall da wieder, wo die Schale flach conisch, napf- oder tellerförmig wird, wie z. B. bei den Hipponyciden und Capuliden unter den Monotocardiern.

Heteropoden. Besondere Beachtung verdient die Musculatur der Heteropoden, wo wir die Rudimentation der Schale, Umwandlung des Fusses und fortschreitende Entfernung der Körpergestalt vom Schneckenhabitus Schritt für Schritt verfolgen können.

Bei Atlanta, deren Kopf und Fuss noch vollständig in die wohlentwickelte Schale zurückgezogen werden kann, erhält sich der Spindelmuskel in typischer Form. Er steigt aus der Schale herunter und theilt sich dann in 3 Züge, von denen der stärkste mittlere in die Flosse und den Saugnapf, der hintere in das deckeltragende Metapodium, der vorderste kleinste in den Kopf und die Schnauze ausstrahlt.

Die Cutis ist bei Atlanta noch relativ dünn. Das dicht unter ihr liegende Hautmuskelnetz ist nicht stärker entwickelt als bei anderen Schnecken. Ein besonderes System sich kreuzender Muskelfasern, unabhängig von der übrigen Hautmusculatur, liegt jederseits unter der Cutis der Flosse. Dies gilt für alle Heteropoden.

Die Dicke der Haut nimmt bei den typischen Heteropoden (Carinaria, Pterotrachea) sehr stark zu und mit ihr die Stärke des subcutanen Hautmuskelschlauches. Am Rumpfe besteht dieser aus 2 übereinander liegenden Schichten sich kreuzender Diagonalmuskelfasern. In der äusseren Schicht verlaufen die Fasern von vorn-oben nach hinten-unten, in der inneren von vorn-unten nach hinten-oben. Am Kopfe mit der Schnauze, am Eingeweidesack und am schwanzförmigen Metapodium nehmen die Diagonalfasern beider Schichten eine longitudinale Richtung an. Bei Carinaria kommt noch am grössten Körpertheil, bei Pterotrachea nur an der Schnauze, eine äussere Ringmusculatur hinzu.

Erkundigen wir uns nun nach dem Schicksal des Spindelmuskels. Bei Carinaria, wo noch eine zarte, hinfällige, den Eingeweidesack bedeckende Schale vorhanden ist, in die aber kein Theil des Körpers zurückgezogen werden kann, ist noch ein Spindelmuskel vorhanden, der in Form von 2 Bändern vom Eingeweidesack in die Flosse heruntersteigt, um an deren Rand auszustrahlen.

Bei Pterotrachea, wo die Schale fehlt und der Eingeweidesack rudimentär ist, ist auch der Spindelmuskel reducirt. Er hat die Verbindung mit dem Eingeweidesack aufgegeben und beginnt jederseits erst etwa in der halben Höhe der Leibeswand als 3 Muskelstümpfe, die nach unten in die Flosse hineintreten, um an ihren Rand auszustrahlen.

Aus dem Spindelmuskel, der ursprünglich dazu diente, den Fuss in die Schale zurückzuziehen, ist ein Muskel geworden, der vorzugsweise die seitlichen schlagenden Bewegungen der dem Fusse homologen senkrechten Ruderflosse hervorbringt.

### b) Opisthobranchia.

Der Spindelmuskel ist da gut entwickelt, wo eine Schale vorhanden ist, in welche der Körper ganz oder theilweise zurückgezogen werden

kann. Wo aber die Schale rudimentär ist oder fehlt — und das ist bei der Mehrzahl der Opisthobranchier der Fall — atrophirt der Spindelmuskel oder er bildet vielleicht einen Bestandtheil der Fussmusculatur. Dagegen entwickelt sich dann der subcutane Hautmuskelschlauch um so stärker, je beweglicher die Thiere sind. Er besteht aus Längs-, Ring- und Diagonalmuskelfasern, die bisweilen ein wahres Muskelnetz bilden. Die Musculatur des Fusses stellt sich nur als ein verdickter Theil dieses Hautmuskelschlauches mit prädominirenden Längsfasern dar. Im Einzelnen ist die Entfaltung der Musculatur sehr verschieden. Wo bewegliche oder contractile Rückenanhänge, Kiemen, Mundsegel, Parapodien, Mundscheiben u. s. w. zur Entwickelung gelangen, ist ihre Musculatur von der Hautmuskelschicht detachirt, und letztere stellt dann, im Verein mit der bisweilen derben Haut, das passive Stützorgan der ersteren dar.

Auch die beschalten Pteropoda thecosomata besitzen einen Spindelmuskel. Er ist ventral bei den Limacinidae, dorsal bei den Cavoliniidae, deren Rumpf mit Bezug auf den Kopf, wie früher dargethan, um 180° gedreht erscheint. Der Muskel theilt sich vorn in 2 seitliche Aeste, die in die Flossen ausstrahlen.

### c) Pulmonata.

Der Spindelmuskel ist bei den beschalten Pulmonaten stark entwickelt. Er ist paarig und setzt sich einerseits mit vielen Wurzeln am Fusse, hinter der Mundmasse, andererseits an der Spindel der ersten Schalenwindung an. Von dem Spindelmuskel detachiren sich 1) die Rückziehmuskeln der Tentakeln und Augenträger, 2) die Retractoren der Mundmasse, 3) Muskeln, die zu den Eingeweiden gehen.

Bei Ancylus (Fig. 187) unter den Basommatophoren, mit conischer, nicht spiralig gewundener Schale, sind die beiden Hälften des Spindelmuskels völlig getrennt und nach der Schale zu divergirend. Gadinia und Siphonaria (die aber ebenso häufig zu den Opisthobranchiern wie zu den Pulmonaten gestellt werden) besitzen, ähnlich wie einige Prosobranchier (Fissurella, Patella etc.) mit einer napfförmigen Schale auch einen hufeisenförmigen Schalenmuskel.

Es ist von Interesse, den Spindelmuskel bei den Daudebardien und Testacellen zu untersuchen, bei denen der rudimentär werdende Eingeweidesack mit der ihn bedeckenden Schale an das Hinterende des Körpers gerückt ist und bei denen von einem Zurückziehen des Körpers in die Schale keine Rede sein kann.

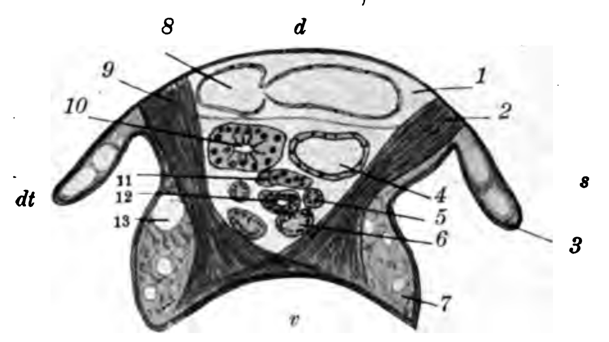



Fig. 187. **Querschnitt durch Ancylus lacustris**, nach ANDRÉ, 1893. *d* Oben, *v* unten, *dt* rechts, *s* links, *1* Pericard, *2* linker Schalenmuskel, *3* Mantelrand, *4* Receptaculum seminis, *5* Visceralganglion, *6* Pedalganglion, *7* Fuss, *8* Herz, *9* rechter Schalenmuskel, *10* Uterus, *11* Speicheldrüse, *12* Oesophagus, *13* Blutlacune.

Da ist nun vor allem die Thatsache zu constatiren, dass sich der Spindelmuskel nur theilweise erhält und selbstverständlich nur einen Theil seiner ursprünglichen Functionen beibehalten hat. Er hat sich in der That bei den Daudebardien und Testacellen erhalten 1) als Fühlerretractor und 2) bei Daudebardia als Schlundkopfretractor. Fühlerretractoren und Schlundkopfretractoren sind getrennt.

Die Fühlerretractoren durchziehen bei Daudebardia rufa getrennt die Leibeshöhle nach hinten bis an die Basis des Eingeweidesackes, wo sie, nicht in diesen eindringend, jederseits mit der Leibeswand verwachsen. Bei D. saulcyi laufen die Retractoren nicht so weit nach hinten, sondern dringen schon vor der Mitte des Körpers, die 2 rechtsseitigen und die 2 linksseitigen miteinander verschmolzen, in die Fussmusculatur ein. Aehnlich verhalten sich die Fühlerretractoren der Testacellen.

Die Schlundkopfretractoren. Bei D. rufa entspringen am Schlundkopf 2 Retractoren, die, durch den Nervenschlundring hindurchtretend, miteinander zu einem unpaaren Muskel verschmelzen, welcher am Boden der Schlundhöhle, der linken Körperwand genähert, nach hinten zieht, dann in den Eingeweidebruchsack hinaufsteigt, um sich in der letzten Schalenwindung an die Spindel anzuheften. Bei D. saulcyi, wo kein Eingeweidebruchsack mehr vorhanden ist und die Schale nur noch eine Mantelhöhle bedeckt, steigen die hier nicht miteinander verschmolzenen Schlundkopfretractoren nicht mehr in die Schale hinauf, sondern endigen schon in der Mitte der Körperlänge, wo sie in die Fussmusculatur eindringen.

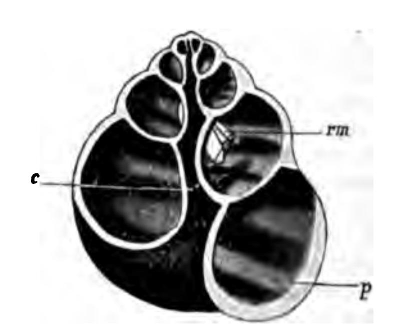



Fig. 188. **Schale von Helix**, so durchschnitten, dass die Spindel (Columella, Axe) der Länge nach getroffen ist, nach HOWES, Atlas of biol. *c* Columella, *rm* Spindelmuskel, *p* Mündungsrand.

Die zahlreichen, in 2 asymmetrischen Reihen angeordneten Schlundkopfretractoren von Testacella lassen sich aus verschiedenen Gründen nicht als Ueberreste eines Spindelmuskels auffassen.

Von den Oncidiidae, welche im erwachsenen Zustande weder eine Schale noch einen Spindelmuskel besitzen, weiss man, dass sie als beschalte Larven einen solchen Muskel haben.

Ein Spindelmuskel fehlt ferner bei den schalenlosen Vaginuliden und den Janelliden, die eine vollkommen rudimentäre Schale aufweisen. Unter diesen Janelliden hat sich bei Aneitella berghi vielleicht ein letzter Rest des Columellarmuskels als Pharynxretractor erhalten, der mit 2 Wurzeln am Schlundkopf ansetzt und dann zur Mitte des Rückens emporsteigt.

## C. Scaphopoda.

Bei Dentalium (Fig. 176) verlaufen auf der Vorderseite des Rumpfes jederseits 2 eng aneinander liegende Muskelbänder, die sich am dorsalen Ende der röhrenförmigen Schale vorn anheften. An der Basis des Fusses verschmelzen die beiden Bänder jederseits zu einem

einzigen Muskel, der, in den Fuss eindringend, in demselben in zahlreiche Längsmuskelbündel ausstrahlt. Wir haben es hier mit einem paarigen Spindelmuskel zu thun, welcher den Fuss verkürzt und den ganzen Unterkörper in den oberen Theil der Schale zurückzieht.

## D. Lamellibranchia.

Wir wollen bei den Lamellibranchiern 2 Muskelgruppen in Betracht ziehen:

1) die Mantelmusculatur und
2) die in den Fuss verlaufende Musculatur.

Die Mantelmusculatur ist hauptsächlich gegen den freien Mantelsaum zu entwickelt und besteht aus 3 Systemen: 1) Muskelfasern, welche in der Ebene der Mantelfalte gegen ihren freien Rand verlaufen, auf dem sie senkrecht stehen, sie bilden den Mantelsaummuskel im engeren Sinne und lassen auf der Schale den Mantelsaumeindruck (Mantellinie) zurück; 2) Muskelfasern, welche dem Mantelsaum parallel verlaufen; 3) Muskelfasern, welche auf der Fläche der Mantelfalte mehr oder weniger senkrecht stehen und als kurze Fasern von der inneren zur äusseren Manteloberfläche verlaufen. Die nämlichen 3 Systeme werden an den vom Mantel gebildeten Siphonen zu Ring-, Längs- und Radiärmuskeln. Eine besondere Differenzirung der Mantelmusculatur ist der Retractor der Siphonen, dessen Stärke zu der Grösse der Siphonen in directem Verhältnisse steht und dessen Insertion an der Innenseite jeder Schalenklappe die Mantelbucht (vergl. p. 91) hervorruft. Als Differenzirungen der Mantelmusculatur müssen ferner die wichtigen Schliessmuskeln der Schalen betrachtet werden (Adductores, Schalenmuskeln). Es sind ausserordentlich kräftige und dicke Muskeln, die quer von der Innenfläche der einen Schalenklappe zu der Innenfläche der gegenüberliegenden Schalenklappe ziehen. Sie wirken dem Schlossband entgegengesetzt, indem sie bei ihrer Contraction die beiden Schalenklappen einander nähern, sie aneinander pressen, die Schale schliessen. Auf der Innenfläche der Schalenklappen lassen sie die Schliessmuskeleindrücke zurück. Typisch besitzen die Muscheln zwei Schliessmuskeln, einen vorderen und einen hinteren (Dimyarier, Homomyarier), die dem dorsalen Schalenraume näher liegen als dem ventralen. Bei den Mytilacea ist der hintere Schliessmuskel grösser als der vordere (Heteromyarier). Bei einer grossen Reihe von Formen schliesslich verkümmert der vordere Schliessmuskel gänzlich, während der um so stärker entwickelte hintere Schliessmuskel nach vorn gegen die Mitte der Schale rückt. Diese Formen werden zu der Abtheilung der Monomyarier vereinigt, einer nicht natürlichen Gruppe, da nahe verwandte Formen (z. B. innerhalb der Mülleriaceen) einen oder 2 Schliessmuskel besitzen können und weit entfernte Formen (z. B. Tridacna, Anomia, Mülleria, Aspergillum) in dem Besitz nur eines Schliessmuskels übereinstimmen. Auch die in neueren systematischen Eintheilungen der Muscheln aufgestellte Gruppe der Anisomyarier, welche einen Theil der Filibranchier und die Pseudolamellibranchier umfasst, kann nicht alle Hetero- uud Monomyarier in sich schliessen. Monomyarier sind also z. B. die Anomiidae, Ostreidae, Spondylidae, Limidae, Pectinidae, Aviculidae etc., Mülleridae etc. Die Monomyarier durchlaufen während der Entwickelung ein Dimyarierstadium; siehe auch Abschnitt Ontogenie.

Der Schliessmuskel besteht häufig (z. B. Pecten, Ostrea, Nucula) aus 2 verschieden aussehenden Partien, von denen die eine glatte, die andere solche Muskelfasern enthält, die quergestreift aussehen, ohne dass diese Querstreifung derjenigen der Arthropoden- und Vertebratenmuskeln entspricht.

Die in den Fuss verlaufende Musculatur entspricht in ihrer Gesammtheit dem Spindelmuskel der übrigen Mollusken, speciell der Gastropoden. Sie besteht aus symmetrischen Muskelpaaren, die sich einerseits an die Innenfläche der Schale anheften und hier Muskeleindrücke erzeugen, andererseits in den Fuss hineintreten. Dass diese Musculatur in ihrer Gesammtheit dem Spindelmuskel der Gastropoden entspricht, ersieht man am besten bei einem Vergleich von Protobranchiaten mit Patella oder Fissurella z. B. Bei Nucula oder Leda nämlich bilden die Fussmuskeln jederseits vom vorderen zum hinteren Schliessmuskel eine fast continuirliche Reihe in den Fuss hinuntersteigender Bündel. Beide Reihen bilden zusammen eine von oben oder unten betrachtet ovale Linie, welche dem hufeisenförmigen bis ovalen Querschnitt des Spindelmuskels von Patella oder Fissurella entspricht.

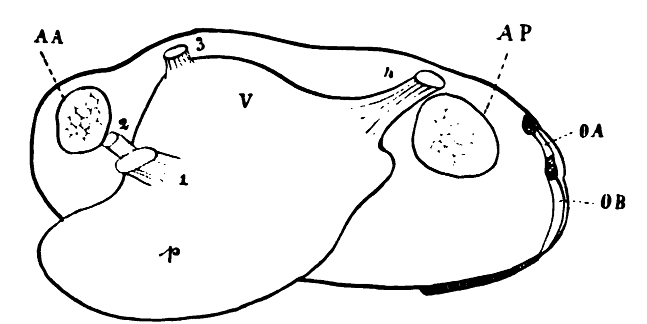



Fig. 189. **Pliodon Spekei,** von links, nach PELSENEER, 1886 (Bull. Mus. H. N. Belg.). Schale, Mantel, Kiemen, Mundlappen linksseitig entfernt. *AA* Vorderer, *AP* hinterer Schliessmuskel der Schale, *OA* Anal-, *OB* Branchialöffnung des Mantels, *V* Eingeweidemasse, *p* Fuss, *1* Protractor pedis, *2* Retractor pedis anterior, *3* Elevator pedis, *4* Retractor pedis posterior.

In der Mehrzahl der Fälle, wo der Fuss entwickelt ist, kann man jederseits von vorn nach hinten folgende Fussmuskeln unterscheiden, deren Anordnung Fig. 189 erläutert: 1) der Protractor pedis, 2) der vordere Retractor pedis, 3) der Elevator pedis und 4) der hintere Retractor pedis. Unter den Protobranchiern fehlt den Solemyiden ein Protractor pedis.

Wo ein Byssus vorkommt, wird der hintere Rückziehmuskel des Fusses zum Byssusmuskel. Er ist dann meist sehr kräftig entwickelt, reicht weit nach vorn und kann in mehrere Bündel zerfallen.

Bei rudimentärem Fuss und fehlendem Byssus verkümmern die Fussmuskeln.

Bei Pecten inseriren die Fussretractoren asymmetrisch nur auf der linken Schale. Dasselbe ist der Fall bei Anomia, wo das dem Byssus entsprechende, in dem Byssusausschnitt der rechten, aufliegenden Schalenklappe liegende „Schliessknöchelchen“ durch 2 stark entwickelte Retractoren mit der (in physiologischer Stellung oberen) linken Schalenklappe

verbunden ist. Diese 2 Muskeln lassen neben demjenigen des Schliessmuskels Eindrücke zurück, was zu der irrthümlichen Auffassung der Anomien als Trimyarier Veranlassung gab.

Wenn die Schale ihre Beweglichkeit verliert oder verkümmert, können auch die Adductoren sich reduciren (z. B. Scioberetia) oder ganz verschwinden (Chlamydoconcha, Aspergillum).

## E. Cephalopoda.

Bei den Cephalopoden kommt es zur Bildung eines knorpeligen Endoskelets, das einerseits verschiedenen Muskeln, Muskelgruppen, Muskelhäuten zur Anheftung, andererseits zum Schutze wichtiger Organe, vor allem der Centraltheile des Nervensystems und der Augen, dient. Von den verschiedenen, das Skelet bildenden Knorpeln ist allein der Kopfknorpel constant.

### a) Tetrabranchia (Nautilus).

Nautilus besitzt nur den Kopfknorpel. Dieser ist annähernd X-förmig, wobei man sich die Schenkel dick vorzustellen hat. Zwischen den Schenkeln der einen Hälfte des X läuft der Oesophagus in die Höhe, während diejenigen der anderen Hälfte den Trichter stützen und seinen Muskeln zum Ansatz dienen.

Unter den Muskeln ist besonders hervorzuheben der grosse, paarige Schalenmuskel, welcher dem Columellarmuskel der übrigen Mollusken entspricht. Er entspringt vom Kopfknorpel und verläuft jederseits in jenes Verwachsungsband (Annulus) hinein, durch welches der Körper des Nautilus mit der inneren Wand der Wohnkammer verbunden ist (vergl. Fig. 42), um sich, wie dieses Band selbst, an die Schale anzuheften, an welcher er in der Lobenlinie einen grossen Muskeleindruck zurücklässt. Von den Seitenrändern des Kopfknorpels und besonders seines Trichtertheiles zieht jederseits ein breites Muskelband, der Musculus collaris, nach vorn, den „Halstheil“ des Körpers umgreifend, um sich am Nacken mit seinem Gegenüber in der musculösen Nackenplatte zu vereinigen. Die Unterseite des Kopfknorpels dient der Musculatur der Tentakel zur Insertion.

### b) Dibranchia.

Hier ist das Knorpelskelet viel reicher gegliedert, als bei Nautilus. Diese reichere Gliederung steht jedenfalls, zum Theil wenigstens, in ursächlichem Zusammenhang mit der innerhalb der Dibranchiaten erfolgenden Rudimentation der Schale. Flossen und mit ihnen Flossenknorpel entwickeln sich z. B. nur bei Formen mit innerer, rückgebildeter Schale.

Der Kopfknorpel (Fig. 190) ist überall wohl entwickelt. Er umschliesst alle rings um den Schlund zusammengedrängten centralen Theile des Nervensystems und bildet somit eine hohle, ringförmige Kapsel, die vom Schlunde durchbohrt wird. Fortsätze dieser Kapsel helfen die Augen stützen und bilden zusammen mit selbständigen Augendeckelknorpeln eine Art knorpelige Augenhöhle. An der Basis der vorderen Arme findet sich bei einigen Decapoden ein Armknorpel. Weiter sind

zu erwähnen bei den Decapoden die Knorpel der Mantelschliessapparate: der Nackenknorpel im Nacken und die Knorpel des Schliessapparates der Mantelhöhle, von denen früher schon die Rede war. Im Diaphragma, d. h. in der hinteren Wand des Eingeweidesackes, über welche der Mantel herunterhängt und die Mantelhöhle mit ihren Organen bedeckt, findet sich am Trichter bei Decapoden der Diaphragmaknorpel. Schliesslich ist noch des Rückenknorpels Erwähnung zu thun, der besonders bei Sepia stark entwickelt ist. Er liegt an der Hinterseite des vorderen, auf den Nacken vorragenden Mantelsaumes und steht zu dem Nackenknorpel in einem ganz ähnlichen Verhältniss, wie beim Schliessapparat der Mantelhöhle der Knorpelvorsprung jederseits am Mantel zum napfförmigen Knorpel jederseits der Trichterbasis. Bei Sepia setzt er sich jederseits in einen Knorpelstab fort, welcher der rechten und linken Kante der Sepiaschale entlang aufsteigt. An der der Mittellinie zugekehrten Seite zeigen die Knorpelstäbe eine Furche, in welche die Schalenkante hineinpasst; oder, mit anderen Worten, sie bilden eine Art Falz um die seitlichen Kanten des Sepiaschulpes herum. Die Aufzählung der Knorpel im Dibranchiatenkörper vervollständigen wir durch die Erwähnung der Knorpel, die bei Decapoden ganz allgemein an der Basis der Flossen liegen, der Flossenknorpel. Bei manchen Octopoden liegt jederseits am Rücken im Integumente ein festerer Streifen chitinöser oder conchinartiger Natur. Diese Streifen wurden bis dahin durchweg als „Knorpel“ bezeichnet und mit den Rückenknorpelstäben von Sepia verglichen. Jüngst angestellte Untersuchungen haben aber dargethan, dass sie einmal, wie gesagt, aus Chitin oder Conchin bestehen, dass sie zweitens wie die inneren Schalen der Decapoden vom Epithel eines in paariger Anlage auftretenden Schalensackes abgesondert werden, mit anderen Worten, es sind die letzten Reste einer inneren Dibranchiatenschale, wie eine solche in weniger rudimentärer Form noch bei Cirroteuthis unter den Octopoden vorkommt.

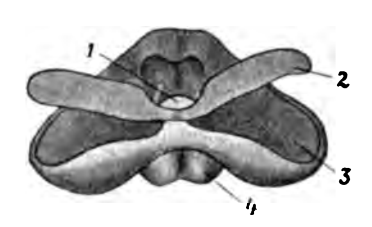



Fig. 190. **Kopfknorpel von Sepia,** von vorn. *1* Centrale Oeffnung zum Durchtritt des Schlundes, *2* Augendeckelknorpel, *3* Raum für das Auge, *4* knorpelige Gehörkapsel.

Bei der Besprechung der Dibranchiatenmusculatur will ich die Musculatur des Mantels, der Flossen und der Arme nicht eingehend beschreiben, sondern nur erwähnen, dass sich die Mantelmusculatur vorzugsweise an die Schale oder an den Rückenknorpel, die Flossenmusculatur an den Flossenknorpel, die Armmusculatur an die Vorderseite des Kopfknorpels und theilweise, wo ein solcher vorhanden ist, an den Armknorpel anheftet.

Ueber die übrige Musculatur wollen wir uns an der Hand einer schematischen Zeichnung (Fig. 191), die auf Grund einer Beschreibung der Enoploteuthismusculatur entworfen worden ist, orientiren.

Der paarige, starke Depressor infundibuli, Herabzieher des Trichters (*1*), entspringt jederseits an der Schale (oder am Rückenknorpel) und verläuft nach unten und hinten an die Basis des Trichters und zum Schliessknorpel. Er liefert den grössten Theil der Muskeln der vorderen Trichterwand. Zusammen mit dem Depressor infundi-

buli entspringt der paarige **Retractor capitis lateralis** ·
der in den Kopf verläuft und sich an den Kopfknorpel anheftet. I
**Retractor capitis medianus** (*3*), ursprünglich paarig, aber m
zu einem Muskel verschmelzend, entspringt an der Hinterseite (Inn
seite) der Schale und verläuft ebenfalls in den Kopf, wo er sich
den Kopfknorpel anheftet.

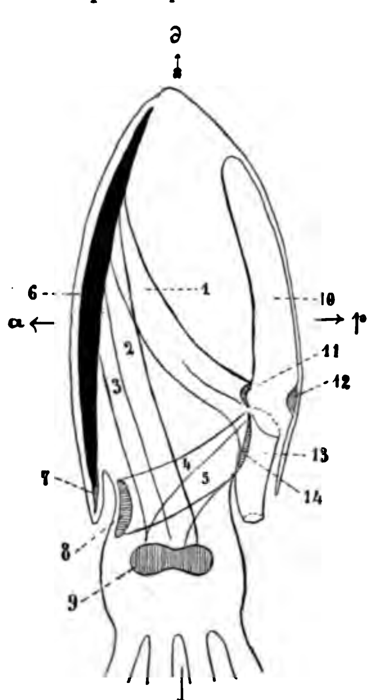



Fig. 191. **Schematische Darstellung der wichtigsten Dibranchia musculatur.** Körper von der linken Seite. *v* Ventral, *d* dorsal, *a* vorn, *p* hi
*1* Depressor infundibuli, *2* Retractor capitis lateralis, *3* Retractor capitis mediani
Collaris, *5* Adductor infundibuli, *6* Schale, *7* Rückenknorpel, *8* Nackenknorpel, *9* l
knorpel, *10* Mantelhöhle, *11* Schliessknorpel an der hinteren Wand des Eingeweidesa
*12* gegenüberliegender Schliessknorpel an der Innenwand des Mantels, *13* Trichter (Inf
bulum), *14* Diaphragmaknorpel.

Zunächst verschmelzen nun
den Dibranchiaten die medianen K
retractoren unter sich (Onychoteutl
dann immer vollständiger auch mit ·
seitlichen Retractoren (Ommastrepl
Sepioteuthis, Loligo, Sepiola), so d
schliesslich (Sepia) die gesam
Schalenkopfmusculatur eine hin
offene Muskelscheide bildet, welche
unteren, hauptsächlich von der V
dauungsdrüse (Leber) erfüllten T
der Eingeweidehöhle umschliesst
als **musculöse Leberkapsel**
zeichnet wird. Indem sich auch
Depressor infundibuli mit seinen ·
deren Rändern an den medialen
hinteren Rand der musculösen Le
kapsel anschliesst und mit ihr
wächst, und indem er ferner z
reiche Muskeln in das Diaphra
ausstrahlen lässt und so das D
**phragma musculare** bildet, v
auch die hintere Lücke der muscul
Leberkapsel gänzlich ausgefüllt.

Die ganze musculöse Leberkapsel, alle Muskeln, aus der sie
vorgeht, also die Retractores capitis und Depressores infundi
dürften ohne Bedenken als Homologa der **Columellarmusk**
der übrigen Mollusken aufgefasst werden können. Wie diese ste
sie von der Schale oder Schalengegend zum Kopfe und zu The
des Fusses (Trichter) herunter.

Bei **Spirula**, dem einzigen noch heute lebenden Decapoden
deutlich gekammerter, aber bereits fast ganz innerer Schale, heften
die Depressores infundibuli und die Retractores capitis an die äus
Seite der letzten Schalenkammer an.

Von weiteren Muskeln des Dibranchiatenkörpers sind noch zu
wähnen die **Adductoren** (*5*) des Trichters. Sie entspringen

Kopfknorpel und ziehen nach oben und hinten zum Trichter. Ein starker Muskel ist schliesslich der Collaris (*4*), der aus der Trichterwand rechts und links nach vorn zieht und sich an die Seitenränder des Nackenknorpels anheftet. Bei den Octopoden und jenen Decapoden (Sepiola, Sepiadarium, Idiosepius etc.), denen eine gelenkige Kopfnackenverbindung und mit ihr ein Nackenknorpel fehlt, zieht der Collaris ohne Unterbrechung sattelartig über den Nacken hinweg und bildet um den Halstheil des Körpers herum einen geschlossenen Ring.

Thatsächlich trifft diese Angabe für die genannten Decapoden ohne gelenkige Kopfnackenverbindung nicht ganz zu, indem bei Sepiola und ihren Verwandten noch 2 schmale Knorpelstreifen als Reste eines Nackenknorpels vorkommen (Uebergangsform: Heteroteuthis mit V-förmigem Nackenknorpel); an diese Knorpelstäbe setzt sich jederseits der Collaris an, und zwischen denselben liegt eine abgegrenzte mediane Partie des Muskels, mehr eine Muskelhaut, die zum Theil mit dem Mantel verwächst.

## XIII. Nervensystem.

Als Einleitung diene das im Abschnitt I (p. 35) über das Nervensystem der Mollusken Gesagte.

### A. Amphineura.

Die wichtigsten Eigenthümlichkeiten des vergleichend-anatomisch bedeutungsvollen Nervensystems der Amphineuren lassen sich kurz dahin zusammenfassen:

1) Die Ganglienzellen finden sich **nicht** oder **nicht bloss** in Ganglienknoten localisirt.

2) Den Körper durchziehen von vorn nach hinten 4 Nervenstämme. Diese enthalten nicht nur Nervenfasern, sondern sind in ihrer ganzen Länge auch mit Ganglienzellen besetzt. Man könnte sie also passender Markstämme nennen. Sie müssen zum Centralnervensystem gerechnet werden. Von diesen 4 symmetrischen Markstämmen verläuft ein Paar seitlich am Körper, die Lateral- oder Pleurovisceralstämme, ein zweites Paar ventral am Körper, die Fuss- oder Pedalstränge. Vorn vereinigt sich jederseits der Visceral- mit dem Pedalstrang. Die so jederseits vereinigten Längsstämme stehen durch einen vor und über dem Schlunde quer verlaufenden, ganglienzellenhaltigen Strang, den oberen Cerebralhalbring, in Verbindung. Die Pleurovisceralstämme gehen hinten über dem Enddarm schlingenförmig in einander über. Die Pedalstränge stehen sowohl unter sich, als mit den Pleurovisceralsträngen durch Anastomosen in Verbindung, so dass das Nervensystem auffallend an das Strickleiternervensystem mancher Turbellarien und Trematoden erinnert.

a) Chitonidae (Fig. 192, 193, 66 und 272). Das Nervensystem von Chiton wurde der vorstehenden schematischen Darstellung zu Grunde gelegt. Die typischen Ganglien des Centralnervensystems der Mollusken sind hier in der That noch nicht als durch Commissural- und Con-

nectivnerven verbundene Knoten gesondert, sondern es sind — wahrscheinlich als ursprüngliches Verhalten aufzufassen ist — Ganglienzellen gleichmässig auf die Connective und Commissuren v theilt, so dass der obere Schlundhalbring den Cerebralga glien mitsammt der sie verbindenden Commissur entspricht, die Pedalstränge den ganzen centralen Theil des Fus nervensystems, die Pleurovisceralstränge den centra Theil des visceralen, pallialen und branchialen Nerv systems enthalten.

Wir wollen nun das Nervensystem der Chitonen etwas näher trachten und successive ins Auge fassen: 1) die Anordnung des Schlu ringes und der Markstämme, 2) die peripheren Ganglien, 3) die Ner des Strickleiternervensystems, 4) die vom Centralnervensystem (Schlu ring und Markstämme) abgehenden Nerven.

1) Form und Anordnung des Centralnervensyste Der Visceralstrang zieht jederseits in der seitlichen Leibesw über der Kiemenfurche nach hinten, um über dem After in den anderen Seite überzugehen. Die Pedalstränge verlaufen im dors Theile der Fussmusculatur einander ziemlich genähert von vorn n hinten, um am Anfang des Afterdarms zu endigen, ohne dass sie in ander übergehen. Der Schlundring besteht zunächst aus dem sc erwähnten oberen Halbring, welcher in Folge der besonderen Gestalt Chitonkörpers in derselben Ebene wie die beiden Visceralstränge li Hinten theilt sich jeder Schenkel dieses Halbringes in den Pedal- in den Pleurovisceralstrang der betreffenden Körperseite. An Stelle, wo der Pedalstrang aus dem oberen Schlundhalbring entspri spaltet sich von ihm mit verdickter Basis nach innen ein Strang welcher sich hinter dem Munde mit seinem Gegenüber zum unter Schlundhalbring verbindet. Unterer und oberer Schlundhalb bilden zusammen den geschlossenen Schlundring.

Im oberen oder Cerebralhalbring lassen sich nach der Gr pirung der Ganglienzellen 3 über einander liegende Portionen unterschei eine dorsale, die übergeht in die Pleurovisceralstränge, eine mittlere, sich in die Pedalstränge fortsetzt, und eine ventrale, deren Fortsetz der untere Schlundhalbring ist.

Bei Chiton (Callochiton) rubicundus verdickt sich der ob Schlundhalbring rechts und links von der Medianlinie, so dass man schon von gesonderten Ganglienknoten (Cerebralganglien?) reden k

2) Ausser diesem centralen Nervensystem existiren noch pe phere Ganglien, die mit ihm durch Nerven (Stränge, die nur Nervenfasern bestehen) verbunden sind.

a) Die Buccalganglien stehen je durch ein Connectiv mit verdickten Theile des unteren Schlundhalbringes in Verbindung. liegen vor den Speicheldrüsen dem Darmkanale auf und sind durch vordere und eine hintere Commissur verbunden; Commissuren und G glien zusammen umfassen als Buccalring den Vorderdarm. Da auc diesen Commissuren sich Ganglienzellen finden, besitzt der Buccal den Charakter eines Markstranges. Bei einzelnen Arten (z. B. Chi rubicundus) gliedert sich der Buccalring in eine Reihe (5) gesonde Ganglien. Das Buccalnervensystem innervirt den Vorderarm und s Anhangsgebilde.

b) Aus dem unteren Schlundhalbring entspringt gegenüber den Buccalconnectiven und am Hinterrande des Halbringes jederseits ein Nerv, der zu den beiden Subradularganglien geht, die in dem unter der Radula liegenden Subradularorgan sich finden. Beide Ganglien sind durch eine kurze Commissur verbunden.

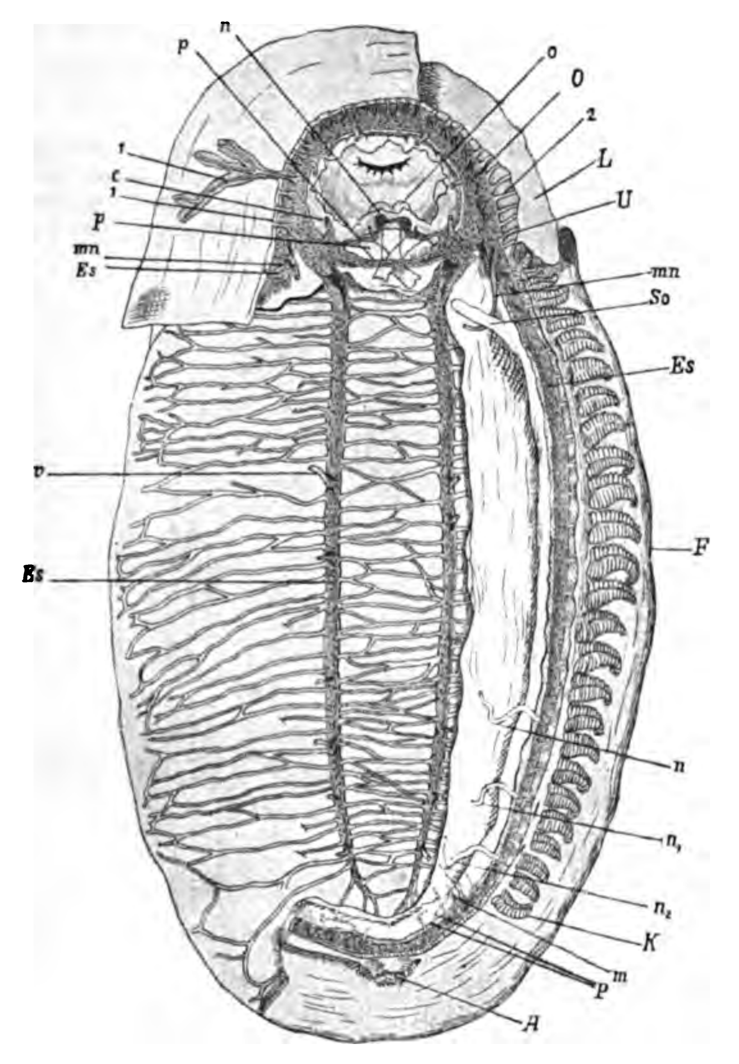



Fig. 192. **Nervensystem von Chiton siculus**, nach Béla Haller, 1882. Auf der rechten Seite der Mantel entfernt. In der Mitte und links der obere Theil des Fusses weggetragen, um das Fussnervensystem blosszulegen. *F* Fuss, *K* letzte Kieme, *A* After, *O* obere, *U* untere Hälfte des Schlundringes, *1* und *2* Nerven des Schlundringes, *c* Connectiv zu den vorderen Eingeweideganglien, *p* Connectiv zu den Ganglien des Subradularorganes *n*, *Es* Pleurovisceral- und Pedalstränge, *mn* Magennerv, *So* Ansatzstelle des Sphincter oris, *n*, $n_1$, $n_2$ Nierennerven, *m* Mantelnerven, *p* (rechts unten in der Figur) Herznerven, *v* ein dorsaler Nerv eines Pedalstranges. Man sieht die Commissuren zwischen den Pedalsträngen und die von letzteren nach aussen abgehenden Nerven. Was den Schlundring und die von ihm abgehenden Nerven anbetrifft, vergleiche Fig. 193, die auf neueren Untersuchungen basirt.

Besondere Magenganglien, wie sie früher beschrieben wur( scheinen, wie wenigstens für eine grosse Zahl von Arten festges werden konnte, nicht vorzukommen.

3) Die Nerven des Strickleiternervensystems. beiden Pedalstränge stehen in ihrer ganzen Länge durch anastomosire Commissuren in Verbindung, von denen aber keine Nerven an die F musculatur abgehen. Bei zahlreichen Arten stehen auch die Pleurc ceralstränge mit den Pedalsträngen durch zahlreiche Connective im sammenhange; andere Chitonarten entbehren dieser Verbindungen ständig oder besitzen sie nur in sehr reducirter Anzahl.

4) Die vom Centralnervensystem abgehenden Nerv

a) Nerven des Schlundringes. Zahlreiche Nerven entsprin aus dem oberen oder cerebralen Theile des Schlundringes und innerv den Kopftheil des Mantels, die Schnauze, die Oberlippe, die Unterli

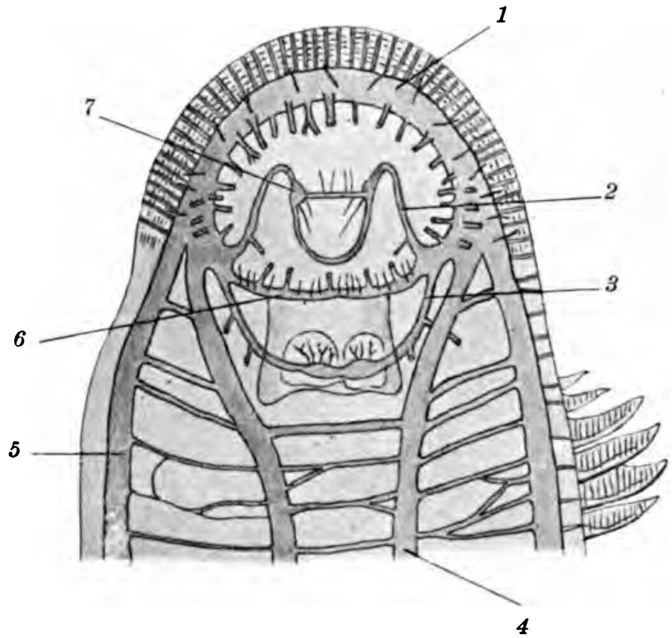



Fig. 193. **Vorderer Theil des Nervensystems von Acanthopleura e nata,** schematisch, nach PLATE, Anat. Chit., 1897. *1* Cerebralhalbring, *2* Buccalconne *3* Subradularconnectiv, *4* Pedalstrang, *5* Pleurovisceralstrang, *6* untere Hälfte des Schl ringes, *7* Buccalganglion.

vielleicht auch einen Theil der Buccalmusculatur. Der untere Theil Schlundringes giebt ausser den Connectiven zu den Buccal- und S radularganglien aus seinem Mittelstück noch eine Reihe zur hinte Seite des Mundrohres verlaufende Nerven ab.

b) Nerven der Pleurovisceralstränge. Jeder Ple visceralstrang giebt an jede Kieme 2 Nerven ab. Ausserdem entsprin aus den Visceralsträngen zahlreiche Mantelnerven und nach dem Rüc zu verlaufende Nerven, die zum Theil unter, zum Theil über den Scha stücken hinziehen; die unteren gehen wahrscheinlich auch zu den Nie

zum Herzen und zu den Geschlechtsorganen, die oberen zu den Aestheten, einem Theile der Schalenmusculatur etc.

c) Nerven der Pedalstränge. Die Pedalstränge entsenden jederseits nach aussen eine Reihe von Nerven zur lateralen Körpermusculatur, besonders zahlreiche Nerven aber (äussere und innere Fussnerven) nach unten in die Fussmusculatur. Diese Fussnerven verästeln sich erheblich und bilden, mit einander anastomosirend, ein wahres Nervennetzwerk im Fusse.

b) Solenogastres. Das Centralnervensystem der Solenogastren unterscheidet sich von demjenigen der Chitonen vornehmlich durch die Tendenz zur Bildung von Ganglienknoten, wobei aber trotzdem die Pedal- und Pleurovisceralstränge in ihrer ganzen Länge ihren Besatz mit Ganglienzellen beibehalten. Diese 4 Längsstämme lassen sich ohne Schwierigkeit auf die entsprechenden Bildungen bei Chiton beziehen. Die lateralen Pleurovisceralstränge sind auch bei den Aplacophoren über dem Enddarm durch eine gangliöse Commissur verbunden. Pleurovisceral- und Pedalstränge hängen unter sich durch zahlreiche Connective, die Pedalstränge unter sich durch viele Commissuren zusammen. Anschwellungen in Form besonderer Ganglien treten namentlich am Vorder- und Hinterende der Längsstämme auf.

An Stelle des einheitlichen Schlundringes von Chiton findet sich eine Reihe von Ganglien, die durch Connective und (grossentheils gangliöse) Commissuren verbunden sind. Dorsal liegen, in der Mittellinie verschmolzen, 2 Cerebralganglien; von ihnen gehen die Längsstämme entweder mit gemeinsamer Wurzel ab, und es treten alsdann an der Trennungsstelle als vordere Anschwellungen der lateralen Stämme die vorderen Seiten- oder Pleurovisceralganglien auf (Typus Neomenia, Fig. 194) oder aber, und dies ist das häufigere Verhalten, die Connective zu den Pedalsträngen, resp. zu den 2 vorderen Pedalganglien entspringen direct von den Cerebralganglien. Eine

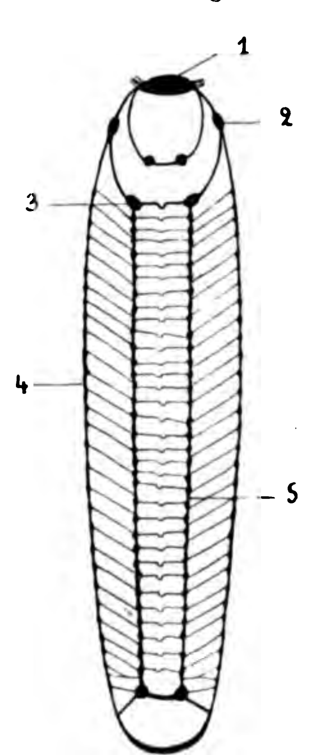



Fig. 194. **Nervensystem von Neomenia carinata**, schematisch, nach WIRÉN, 1893. *1* Cerebralganglien, *2* vorderes Seitenganglion, *3* vorderes Pedalganglion, *4* Pleurovisceralstrang, *5* Pedalstrang.

starke Commissur, die übrigens mehrfach sein kann, verbindet die 2 vorderen Pedalganglien, und diese sind wiederum mit den Pleurovisceralsträngen in der Mehrzahl der Fälle durch Connective (häufig jederseits mehrere) im Zusammenhange. Die Commissur zwischen den beiden vorderen Pedalganglien dürfte der ventralen Hälfte des Schlundringes von Chiton entsprechen.

Jederseits entspringt von den Cerebralganglien ein Nerv, der zu einem jederseits unter dem Pharynx, hinter der Radulascheide gelegenen Ganglion, dem Sublingual- oder Buccalganglion, führt, das mit seinem Gegenüber durch eine kurze Quercommissur verbunden ist. Diese Sublingualganglien entsprechen wahrscheinlich den Buccalganglien von Chiton. Sie innerviren den Vorderdarm.

Von dem gegebenen Schema weicht der Bau des Nervensystems bei den einzelnen Formen der Solenogastres in diesem oder jenem Punkte ab; wir wollen einige Beispiele herausgreifen.

1) Proneomenia Sluiteri (Langi) (Fig. 195). Hier treten am Hinterende der lateralen Markstämme 3 Paar Visceralganglien auf, die durch über dem Enddarm verlaufende Stränge verbunden sind. Besondere vordere Pleurovisceralganglien kommen nicht vor. Die Connective und Commissuren der 4 Längsstämme ziehen nicht ununterbrochen von einem Markstrang zum anderen.

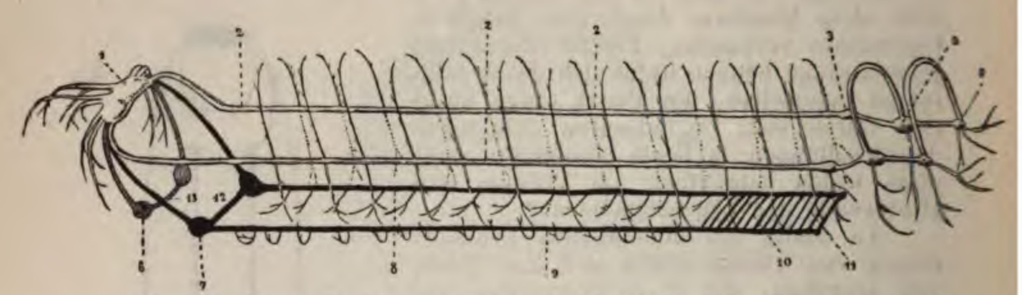


Fig. 195. **Nervensystem von Proneomenia Sluiteri (P. Langi).** Originalzeichnung von J. HEUSCHER, 1892 (1893). *1* Cerebralganglien, *2* Pleurovisceralstränge, *3, 4, 5* hintere Ganglien der Pleurovisceralstränge, *6* Sublingualganglien, *7* vordere Pedalganglien, *8* rechter Pedalstrang, *9* linker Pedalstrang, *10, 11* starke hintere Commissuren zwischen den Pedalsträngen, *12* vordere Pedalcommissur, *13* Sublingualcommissur.

2) Dondersia ist besonders deshalb bemerkenswerth, weil bei dieser Form die Pedalstränge in regelmässigen Abständen, und besonders deutlich im vorderen Körpertheil, zu Ganglienknoten anschwellen. Die ebenso regelmässig sich wiederholenden Quercommissuren zwischen den Pedalsträngen und die Connective zwischen Pedal- und Visceralsträngen gehen von diesen Ganglienknoten ab.

3) Bei Chaetoderma sind die Connective zwischen den Pleurovisceral- und den Pedalsträngen und ebenso die Commissuren zwischen

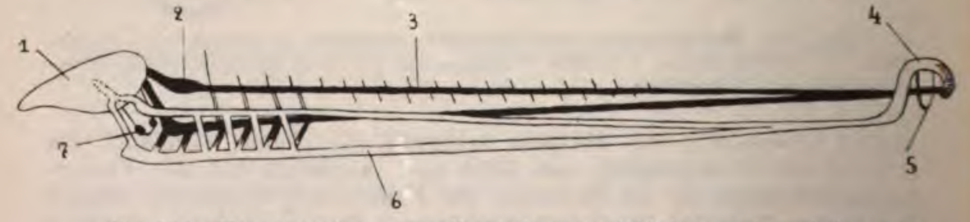



Fig. 196. **Nervensystem von Chaetoderma nitidulum,** schematisch, nach WIRÉN, 1892. *1* Cerebralganglien, *2* vorderes Seitenganglion, *3* Pleurovisceralstrang, *4* über dem Enddarm gelegene Commissur der vereinigten Pleurovisceral- und Pedalstränge, *5* Commissur derselben Stränge unter dem Darme, *6* Pedalstrang, *7* Sublingualganglion.

den letzteren auf die vordersten Abschnitte beschränkt. Hinten verbinden sich jederseits Pedal- und Visceralstrang zu einem gemeinsamen Strange, der über der Kloake mit dem der gegenüberliegenden Seite verbunden ist; ausserdem kommt auch an dieser Stelle eine Verbindung unter dem Darm vor, so dass der Enddarm von einem Nervenring umfasst wird (Fig. 196).

## B. Gastropoda.

Das Nervensystem der Gastropoden ist vergleichend-anatomisch in hohem Grade interessant. Was ihm dieses hohe Interesse verleiht, ist, um es hier gleich zu sagen, die bei allen Prosobranchiern und auch bei den primitivsten Formen der Opisthobranchier und Pulmonaten bestehende Kreuzung der Pleurovisceralconnective, welche in diesem Abschnitt eingehender besprochen werden soll.

Typisch besteht das Gastropodennervensystem aus jenen Theilen, die wir grösstentheils schon bei der Darstellung der schematischen Molluskenorganisation erwähnt haben, nämlich:

1) Zwei Cerebralganglien neben oder über dem Schlunde, die mit einander durch eine Cerebralcommissur verbunden sind.

2) Zwei Pedalganglien unter dem Schlunde, die mit einander durch eine quere Pedalcommissur und mit den Cerebralganglien durch 2 Cerebropedalconnective verbunden sind.

Die Cerebralganglien und Pedalganglien mit den zugehörigen Commissuren und Connectiven bilden zusammen einen den Schlund umgebenden Ring, der dem Schlundring der Annulaten und Arthropoden vergleichbar ist.

3) Zwei Pleural- oder Pallialganglien (zwischen Cerebral- und Pedalganglien), die mit den Cerebralganglien durch 2 Cerebropleural-, mit den Pedalganglien durch 2 Pleuropedalconnective zusammenhängen.

4) Ein einfaches oder mehrfaches, unter dem Darme liegendes Visceralganglion, welches mit den Pleuralganglien durch 2 Pleurovisceralconnective verbunden ist.

5) Im Verlaufe eines jeden Pleurovisceralconnectives tritt fast immer ein Ganglion auf. Diese Ganglien mögen als Parietalganglien bezeichnet werden. Das Parietalganglion theilt das Pleurovisceralconnectiv in 2 Theile, ein vorderes, das Pleuroparietalconnectiv, und ein hinteres, das Visceroparietalconnectiv.

Die Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien sind mit zu vernachlässigenden Ausnahmen bei allen Gastropoden symmetrisch zur Medianebene angeordnet. Für die Pleurovisceralconnective und ihre Ganglien jedoch lässt sich dies nur bei einem Theile der Gastropoden sagen. Die Pleurovisceralconnective mit ihren Ganglien sind in der That nur bei der überwiegenden Mehrzahl der Opisthobranchier (incl. Pteropoden) und der Pulmonaten in dem Sinne symmetrisch, dass das rechte Connectiv mit seinem Ganglion ganz auf der rechten, das linke ganz auf der linken Seite des Thieres liegt. Die Opisthobranchier und Pulmonaten sind im Allgemeinen euthyneure Gastropoden.

Bei den Prosobranchiern sind die Pleurovisceralconnective in dem Sinne asymmetrisch angeordnet, dass sie einander kreuzen, und zwar derart, dass das vom rechten Pleuralganglion entspringende Con-

nectiv über den Darm hinweg auf die linke Seite hinüberzieht, bevor es das Visceralganglion erreicht, während umgekehrt das vom linken Pleuralganglion ausgehende Connectiv unter dem Darm hinweg nach der rechten Seite hin verläuft. In Folge dieser Kreuzung wird das Parietalganglion des vom rechten Pleuralganglion stammenden Connectives zu einem Supraintestinalganglion — es liegt auf der linken Seite — und das Parietalganglion des vom linken Pleuralganglion kommenden Connectives wird zum Subintestinalganglion — es liegt auf der rechten Seite. — Die Prosobranchier sind streptoneure Gastropoden.

Innervationsgebiete der verschiedenen Ganglien.

1) Die Cerebralganglien innerviren die Augen, die Gehörorgane, die Tentakeln, die Schnauze oder den Rüssel, die Lippen, die Bewegungsmuskeln des Rüssels und der Buccalmasse und die an der Basis der Schnauze liegende Körperwand. Auch dann, wenn die Gehörorgane in unmittelbarer Nähe der Pedalganglien sich befinden oder ihnen sogar dicht anliegen, erhalten sie ihren Nerven vom Cerebral- und nicht vom Pedalganglion.

2) Die Pedalganglien liefern die Nerven für die Musculatur des Fusses und gelegentlich (Patella) auch des Spindelmuskels.

3) Die Pleuralganglien innerviren besonders den Mantel, den Spindelmuskel und die hinter dem Kopf liegende Leibeswand.

4) Die Parietalganglien liefern die Nerven für die Ctenidien (Kiemen), das Osphradium und theilweise auch für den Mantel. Bei den meisten Euthyneuren, besonders den Pulmonaten, senden die Pleuralganglien keine Nerven mehr in den Mantel; es sind die Parietalganglien, welche hier diese Innervation übernehmen.

5) Die Visceralganglien innerviren die Eingeweide. Auch die Connective und Commissuren können Nerven abgeben, die zum Innervationsgebiet der benachbarten Ganglien gehören.

6) Die weiter unten zu besprechenden Buccalganglien innerviren die Muskeln des Pharynx, die Speicheldrüsen, den Oesophagus, die vordere Aorta etc.

---

Vergleichen wir das typische Nervensystem der Gastropoden mit demjenigen der Amphineuren, so ergeben sich folgende Homologien:

1) Die Cerebralganglien der Gastropoden entsprechen dem Schlundringe von Chiton mit Ausnahme des mittleren Stückes seiner unteren Hälfte; sie entsprechen den Cerebralganglien der Solenogastres.

2) Die Pedalganglien der Gastropoden entsprechen den zu je einem Ganglion concentrirten Pedalsträngen der Amphineuren. Sehr instructiv sind in dieser Beziehung die Diotocardier, d. h. die ursprünglicheren Prosobranchier, indem sich bei diesen die Pedalganglien nach hinten in 2 ächte, wie bei den Amphineuren durch Quercommissuren verbundene Pedalstränge fortsetzen.

Schwieriger gestaltet sich ein Vergleich der Pleural-, Parietal- und Visceralganglien der Gastropoden. Am meisten berechtigt erscheint die

Auffassung, dass dieser ganze Gangliencomplex mitsammt seinen Connectiven den Pleurovisceralsträngen von Chiton entspricht. Der Innervationsbezirk ist identisch: Mantel, Ctenidien, Osphradien (Chiton?), Eingeweide. Ist diese Auffassung richtig, so hat man sich

3) die Pleuralganglien so entstanden zu denken, dass sich der palliale Ganglienzellentheil der Pleurovisceralstränge von Chiton auf ihr vorderes Ende, da wo sie aus dem Schlundring entspringen, zu einem Ganglion concentrirt hat, welches noch dem Seitentheil des Schlundringes angehört. Weichen nun die beiden Theile jeder Schlundringseite, der cerebropedale und der pleurale, auseinander, wobei zugleich am Schlundring die Cerebral- und Pedalganglien stärker als solche sich individualisiren, so kommt jederseits ein doppeltes Cerebropedalconnectiv zu Stande. Das eine zeigt in seinem Verlaufe kein Ganglion — es ist das wahre Cerebropedalconnectiv der Gastropoden. In den Verlauf des zweiten aber ist das Pleuralganglion eingeschaltet, aus welchem immer noch die Visceralstränge entspringen und welches dieses zweite Connectiv in ein Cerebropleural- und in ein Pleuropedalconnectiv zerlegt.

4) Chiton hat zahlreiche Kiemen jederseits, von denen jede 2 Nerven aus dem nahen Pleurovisceralstrange bezieht. Die Gastropoden haben höchstens 2 Kiemen, eine rechte und eine linke. Dem entsprechend dürfte sich der den Kiemennerven zukommende Antheil Ganglienzellen der Pleurovisceralstränge jederseits auf ein zu einer Kieme gehöriges Ganglion reducirt haben. Entstehung der Parietalganglien. Der zwischen dem Pleural- und dem Parietalganglion gelegene Theil eines jeden Pleurovisceralstranges wird zu einem ganglienzellenlosen Pleuroparietalconnectiv.

5) Für das oder die Visceralganglien der Gastropoden existirt bei Chiton kein Homologon, und hierin besteht die grösste Schwierigkeit des Vergleiches. Bei den Amphineuren gehen die Pleurovisceralstränge hinten über dem Darm in einander über; bei allen übrigen Mollusken liegt diese Verbindungsstelle (eben das Visceralganglion) unter dem Darm.

Bemerkenswerth ist das Verhalten von Proneomenia, wo sich diese hinteren Commissuren zwischen den Pleurovisceralsträngen nur als stärker entwickelter Theil eines allgemeinen Commissurensystems darstellen.

Dieser Vergleich des Gastropodennervensystems mit demjenigen von Chiton erscheint gegenwärtig um so begründeter, weil bei Lottia unter den Docoglossen (siehe unten) eine Form des Nervensystems aufgefunden wurde, die noch lebhaft an diejenige bei Chiton erinnert, insofern hier die Pleuralganglien Nervenstämme entsenden, die Ganglienzellen enthalten und hinten in einander übergehen, somit also ganz das Verhalten der Pleurovisceralstränge der Placophoren zeigen; freilich hat sich bei Lottia der viscerale Theil bereits gesondert und tritt wie bei den anderen Prosobranchiern in Form eines unter dem Darm gelegenen Visceralganglions auf, das mit den Pleuralganglien durch gekreuzte Connective verbunden ist.

Neben der oben gegebenen Ansicht über den Zusammenhang des Amphineuren- und Gastropodennervensystems wollen wir noch einer anderen Auffassung Erwähnung thun, die schon lange von einer Anzahl Forscher getheilt wird, die aber neuerdings durch Untersuchung des Nervensystems von Pleurotomaria, wohl dem ältesten Vertreter der heute lebenden Gastropoden, neue Beleuchtung erfahren hat. Diese Auffassung stimmt mit der vorgetragenen darin überein, dass die Pleuro-

visceralstränge der Chitonen sowohl dem pleuralen wie dem parietovisceralen Theil des Gastropodennervensystems homolog zu setzen sind: sie weicht aber von ihr ab, soweit die Genese der Pleuralganglien der Gastropoden in Betracht kommt. Es sollen nämlich bei den Urgastropoden die Pleurovisceralstränge nach Sonderung des visceralen Theiles mit den Pedalsträngen verschmolzen sein, so dass die Pedalstränge der ursprünglichen Prosobranchier gemischter Natur wären und aus einem eigentlich pedalen und einem pleuralen Theile beständen. In der That sind gerade bei den Diotocardiern die Pleuralganglien den Pedalganglien dicht anliegend, und an den Pedalsträngen selbst lässt sich in einzelnen Fällen eine Furche nachweisen, die den pedalen und pleuralen Abschnitt trennen soll. Erst nachträglich haben sich alsdann nach dieser zuletzt vorgetragenen Ansicht eigentliche Pleuralganglien gesondert, und an den Pedalsträngen resp. den Pedalganglien ist ferner der pleurale und der pedale Antheil innig verschmolzen. Das Nervensystem von Pleurotomaria zeigt nun überhaupt keine gesonderten Pleuralganglien; die Visceralconnective gehen von den Cerebropleuropedalconnectiven in der Nähe der Cerebralganglien ab; die Trennungsfurche an den Pedalsträngen ist sehr deutlich. Pleurotomaria würde also in der That eine Uebergangsform, wie sie von der letzterwähnten Ansicht gefordert wird, darbieten.

Gegen diese zweite Auffassung sind früher schon eine Reihe gewichtiger Einwände ins Feld geführt worden, und auch diese jüngste Untersuchung des Pleurotomaria-Nervensystems klärt die strittigen Punkte wohl nicht endgültig ab, namentlich insofern der Ursprung und der Verlauf der eigentlichen Mantelnerven, die ja von dem pleuralen Abschnitte des Nervensystems abgehen müssen, nicht demonstrirt werden konnte. Wichtig ist diese Streitfrage vor allem auch für die Beurtheilung der Natur des Epipodiums, das nicht als Theil des Fusses, sondern als Theil des Mantels betrachtet werden muss, wenn man annimmt, dass die Pedalstränge der Diotocardier eigentlich Pleuropedalstränge sind; denn die zum Epipodium gehenden Nerven stammen hauptsächlich von dem als pleural gedeuteten Abschnitte dieser Stränge.

### Entstehung der Kreuzung der Pleurovisceralconnective (Chiastoneurie) (Fig. 197—200).

Die merkwürdige Chiastoneurie der Prosobranchier hat verschiedene Erklärungsversuche hervorgerufen, von denen hier einer, der, wenn auch nicht ganz, so doch in hohem Maasse befriedigt, dargelegt werden soll.

Wir müssen von einer supponirten Stammform ausgehen, die vollständig, auch im Nervensystem, symmetrisch war und etwa die Organisation unseres schematischen Urmolluskes besass. Diese Organisation stimmt in den meisten wichtigen Punkten mit der der heutigen Chitonen sehr überein. Doch haben wir uns vorzustellen, dass hinten jederseits nur eine Kieme vorhanden ist.

Es ist ferner im Auge zu behalten, dass die Parietalganglien die Kiemen und das Osphradium innerviren, dass sie also innig an diese Organe geknüpft sind.

Die Gastropodenstammform mag von einem schmalen Mantelsaum umsäumt gewesen sein, der nur hinten breiter war, d. h. hier eine etwas tiefere Mantelhöhle bedeckte, welche den pallialen Organ-

complex barg: in der Mittellinie den After, rechts und links davon das Ctenidium mit dem Osphradium, zwischen Ctenidium und After jederseits die Nephridialöffnung.

Lassen wir jetzt diesen pallialen Organcomplex seine Lage verändern und von hinten der rechtsseitigen Mantelfurche entlang allmählich nach vorn sich verschieben, so zieht jedes Ctenidium sein Parietalganglion mit sich. Mit der Verschiebung des pallialen Complexes verschiebt sich auch das Herz und seine beiden Vorhöfe, die an die Ctenidien gebunden sind.

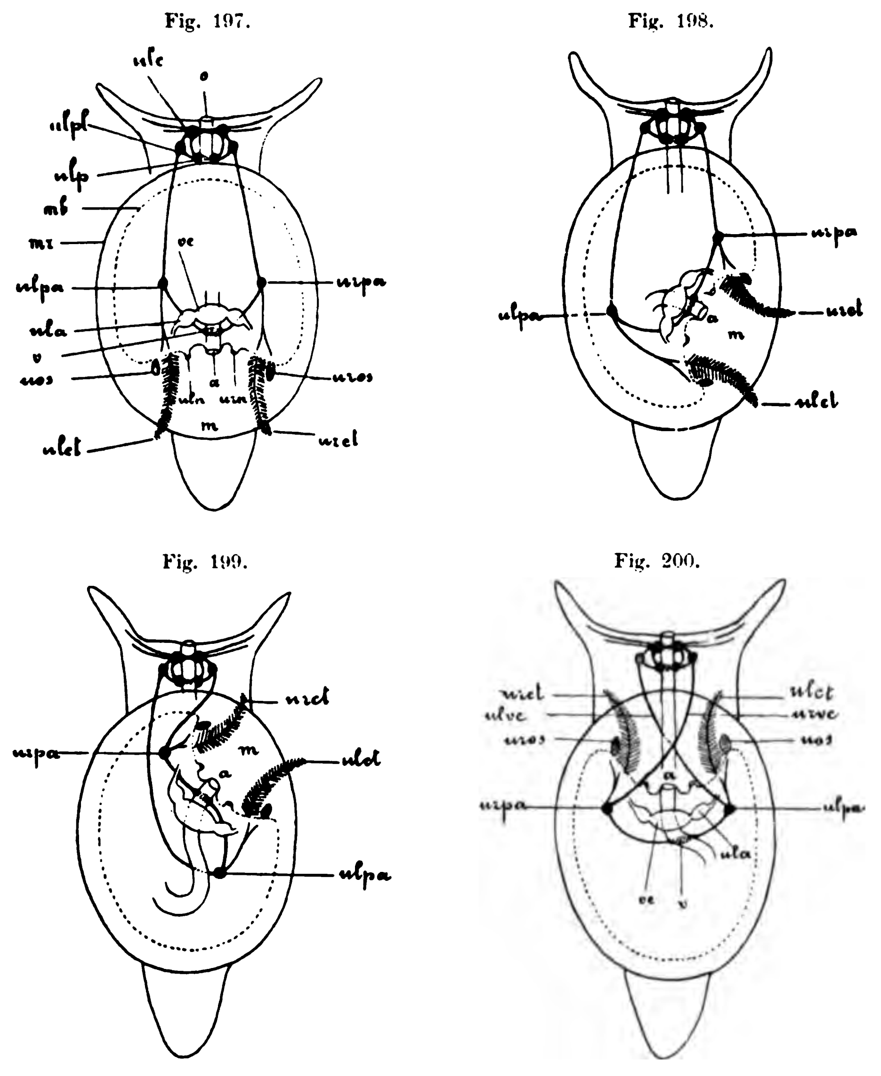



Fig. 197, 198, 199, 200. **Schematische Figuren zur Veranschaulichung der Verlagerung des Pallialcomplexes von hinten nach vorn, der rechten Körperseite entlang. Ausbildung der Chiastoneurie.** Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen wie in Fig. 51 und 53.

Wenn der palliale Organcomplex auf der rechten Seite noch wenig weit nach vorn gerückt ist, so sind die Pleurovisceralconnective noch nicht gekreuzt, sondern nur auf die rechte Seite verschoben (Fig. 198). Auf diesem Stadium stehen (doch nur scheinbar) die Tectibranchier unter den Opisthobranchiern, nur dass sie das ursprünglich linke Ctenidium und damit auch den ursprünglich linken Vorhof des Herzens verloren haben.

Geht nun die Verschiebung weiter, schiebt sich der palliale Complex, immer in der Mantelfurche, ganz nach vorn (Fig. 199, 200), bis er schliesslich vorn über und hinter dem Nacken, wieder symmetrisch zu liegen kommt, so liegt dann das ursprünglich linke Ctenidium rechts, das ursprünglich rechte Ctenidium links in der vorderständigen Mantelhöhle. Das ursprünglich rechte Ctenidium aber hat dabei sein Parietalganglion über den Darm hinweg auf die linke Seite hinübergezogen. Letzteres wird zum Supraintestinalganglion. Das ursprünglich linke Ctenidium hingegen hat sein Parietalganglion unter dem Darm hinweg auf die rechte Seite hinübergezogen. So ist aus diesem Ganglion das Subintestinalganglion geworden. Die Connective, in denen diese Ganglien liegen, die Pleurovisceralconnective, kreuzen sich jetzt; die Chiastoneurie ist gebildet. Das Visceralganglion, in welches die beiden Connective hinten einmünden, liegt nach wie vor unter dem Darme.

Es braucht nicht noch besonders betont zu werden, dass die Inversion auch das Herz mit seinen Vorkammern, die Osphradien und die Nephridialöffnungen betrifft.

Wenn nun auch die Erklärung der Chiastoneurie durch die besprochene Verschiebung des pallialen Organcomplexes befriedigt, so ist dabei doch sofort zu betonen, dass die Verschiebung selbst vor der Hand nicht erklärt ist. Es müsste die Ursache, der Grund der Verschiebung nachgewiesen werden (vergl. Abschnitt XIV).

Was dann das Verhalten der Euthyneuren (Opisthobranchier und Pulmonaten) anbetrifft, so galt noch bis vor wenigen Jahren als sicher, dass bei ihnen die Chiastoneurie vollkommen fehle, und man konnte dies damit erklären, dass hier der Pallialcomplex sich nirgends ganz nach vorn verschoben, dass das ursprünglich rechte Ctenidium z. B. niemals vorn die Medianlinie überschritten habe. Thatsächlich ist nun aber durch neuere Untersuchungen dargethan worden, dass sich bei sehr alten Formen der Euthyneuren (Actaeon unter den Tectibranchiern, Chilina unter den Pulmonaten) eine richtige Kreuzung der Pleurovisceralconnective gleich wie bei den Streptoneuren (Prosobranchiern) findet. Die Opisthobranchier und Pulmonaten werden deshalb wohl mit Recht von prosobranchiaten Vorfahren abgeleitet; ihr Pallialcomplex hat sich, nachdem im Nervensystem bereits das Endstadium der Chiastoneurie erreicht worden war, wieder von vorn längs der rechten Seite nach hinten verschoben, d. h. er hat denselben Verschiebungsprocess (Torsion), der eben geschildert worden ist, nachträglich im entgegengesetzten Sinne durchgemacht (Vorgang der Detorsion). Da diese Rückverschiebung meist eine mehr oder weniger unvollständige ist, kommt es dazu, dass in den meisten Fällen ein Stadium vorliegt, das einer der in Fig. 198 oder 199 dargestellten Zwischenetappen des primären Torsionsprocesses entspricht. Dabei ist zu beachten, dass schon vor der Detorsion die ursprünglich linke

Hälfte des Pallialcomplexes (die rechte bei den Streptoneuren) verloren gegangen war.

Specielles über das Nervensystem der Gastropoden.

I. Prosobranchia. a) Diotocardia. Diese bilden die ursprünglichste Gruppe der Gastropoden. Die Ganglien sind noch nicht scharf abgegrenzt, hierin erinnern sie noch an die Amphineuren.

Rhipidoglossa. Die Gehirnganglien sind durch eine vorn über den Pharynx verlaufende, lange Cerebralcommissur und durch eine vorn unter dem Schlunde verlaufende Labialcommissur verbunden. Die nicht scharf gesonderten Buccalganglien bilden zusammen eine hufeisenförmige Figur und sind jederseits durch ein Connectiv mit der verdickten Wurzel der Labialcommissur verbunden. Die Pleuralganglien liegen den Pedalganglien dicht an, so dass gesonderte Pleuropedalconnective nicht zu unterscheiden sind. Die Pedalcommissur ist sehr kurz und enthält Ganglienzellen. Von den beiden Pedalganglien entspringen 2 lange, im Fuss nach hinten ziehende Pedalstränge, welche in ihrer ganzen Länge Ganglienzellen enthalten und durch Quercommissuren verbunden sind. Diese Pedalstränge mit ihren Quercommissuren weisen also dieselben Verhältnisse wie bei den Amphineuren auf. Die Pedalstränge innerviren die Musculatur des Fusses und das Epipodium. Es findet sich gewöhnlich nur ein nicht scharf abgegrenztes Visceralganglion, welches mit den Pleuralganglien durch 2 in typischer Weise gekreuzte Pleurovisceralconnective in Verbindung steht. Nur bei Fissurella findet sich ein in das supraintestinale Pleurovisceralconnectiv eingeschaltetes Supraintestinalganglion. Sonst findet sich bei den Rhipidoglossen an der Stelle, wo der starke Kiemennerv von dem Pleurovisceralconnectiv abgeht, kein Ganglion. Dagegen bildet dieser Nerv ein Ganglion dicht unter dem Osphradium, an der Kiemenbasis, das Branchialganglion. Wo jederseits ein Ctenidium oder auch bloss ein Osphradium vorhanden ist, findet sich jederseits ein Branchialganglion; wo nur die linke (*ur*) Kieme sich erhält (Turbiniden, Trochiden), findet sich nur das linke Branchialganglion. Da im Allgemeinen den Diotocardiern Parietalganglien, den Monotocardiern aber Branchialganglien fehlen, so hat man auch die Branchialganglien der Diotocardier als von der Pleurovisceralcommissur weg- und an die Kiemenbasis gerückte Intestinalganglien betrachtet, eine Auffassung, für die Manches spricht. Da indessen Fissurella sowohl ein Supraintestinal-, als ein linkes Branchialganglion besitzt, so müsste man annehmen, dass sich hier ein ursprünglich einheitliches Ganglion in zwei getheilt habe.

Immer steht der symmetrische Mantelnerv (derjenige, der aus dem Pleuralganglion entspringt) mit dem asymmetrischen Mantelnerven (der aus dem Parietalganglion der betreffenden Seite oder aus dem Pleuroparietalconnectiv entspringt) der nämlichen Körperseite durch eine Mantelanastomose in Verbindung.

Das Nervensystem von Pleurotomaria (siehe auch oben p. 205) weicht von dem der übrigen Diotocardier insofern ab, als distincte Pleuralganglien nicht nachzuweisen sind und die (ebenfalls gekreuzten) Pleurovisceralconnective von den Cerebropleuropedalconnectiven abgehen.

Die Neritidae und Helicinidae zeigen in ihrem Nervensystem ein Verhalten, das dem der anderen Rhipidoglossen im Allgemeinen voll-

kommen entspricht. Mit der in neuerer Zeit erfolgten Auffindung des supraintestinalen Pleurovisceralconnectives (bei den Neritiden) ist der Beweis erbracht, dass auch diese Prosobranchier chiastoneur sind. Zugleich ist damit das Vorkommen der Chiastoneurie für sämmtliche Gruppen der Vorderkiemer erwiesen.

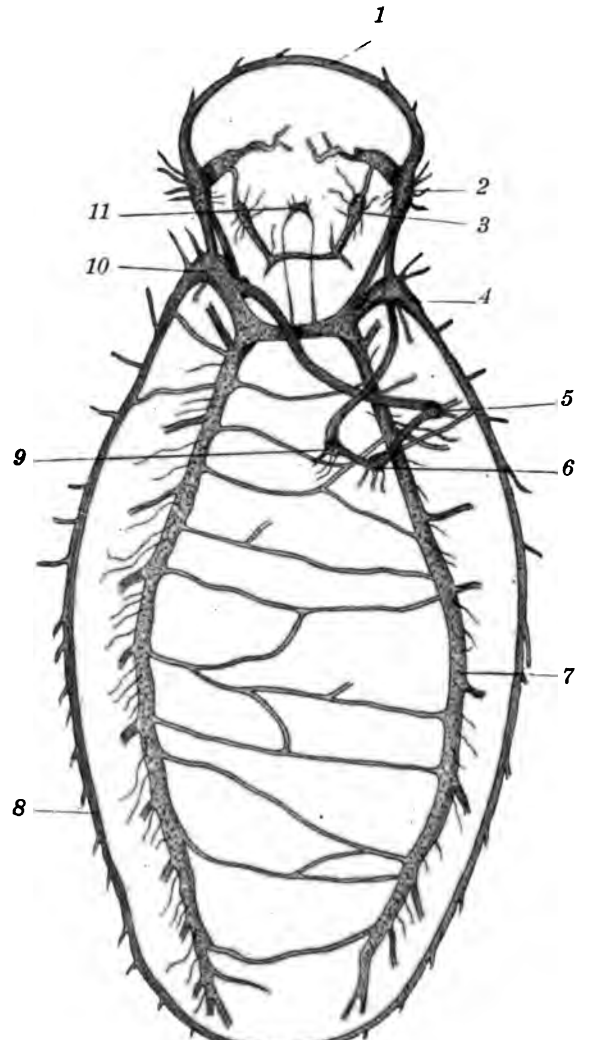



Fig. 201. **Nervensystem von Lottia viridula,** nach HALLER, 1894. *1* Cerebralcommissur, *2* Cerebralganglion, *3* Buccalganglion, *4* Otocyste, *5* Subintestinalganglion, *6* Visceralganglion, *7* Pedalstrang, *8* Mantelrandnerv, *9* Supraintestinalganglion, *10* Pleuralganglion, *11* Subradularganglion (?).

. Docoglossa. Das Nervensystem der Docoglossen zeigt in mancher Hinsicht noch ursprünglichere Züge als das der Rhipidoglossen, so vor allem durch die starke Ausbildung der Mantelnerven, die bei den Acmaeiden (Lottia, Fig. 201) eigentliche, Ganglienzellen enthaltende Markstränge, darstellen und dadurch, dass sie sich hinten vereinigen, einen Mantelringnerv bilden. Sie erinnern so und im Weiteren auch deshalb, weil sie stellenweise Verbindungen mit den Pedalsträngen zeigen, an die Pleurovisceralstränge der Amphineuren. Sie würden diesen mit Abzug des visceralen Elementes, das hier in Form der gekreuzten Pleurovisceralconnective mit ihren Ganglien auftritt, entsprechen.

Bei Acmaea fragilis (Fig. 202), deren Nervensystem übrigens in manchen Punkten stark vom gewöhnlichen Verhalten abweicht, sind die Mantelnerven in sehr complicirter Weise entwickelt. Besser als mit Worten lässt sich dies durch die Abbildung darstellen. Die Pallialnerven zeigen jedoch nicht mehr den Charakter von Marksträngen, da ihnen der Ganglienzellenbelag fehlt. Letzteres gilt auch für Patella

(Fig. 203). Im Uebrigen ist das Nervensystem der Docoglossen dem der Rhipidoglossen ähnlich, nur dass Mantelanastomosen zwischen den aus den Pleuralganglien und den aus den Parietalganglien entspringenden Nerven fehlen. Supra- und Subintestinalganglien sind vorhanden. Bei **Patella** wird das Pleuralganglion vom Pedalganglion durch ein deutliches Pleuropedalconnectiv getrennt.

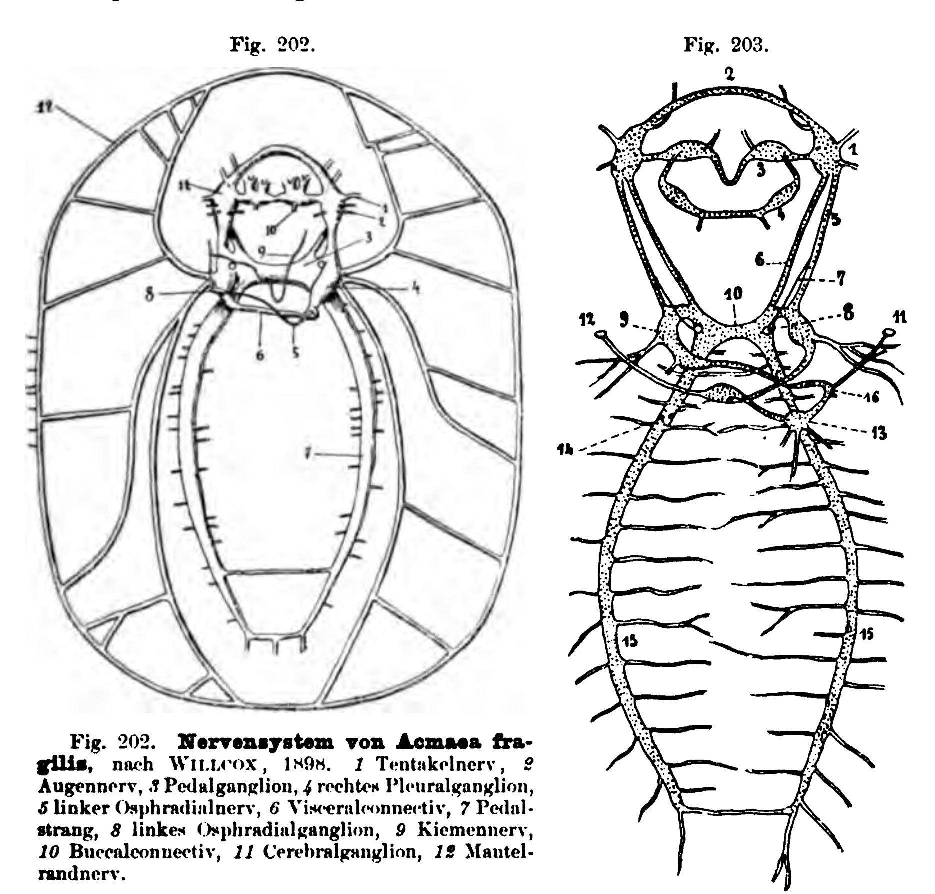



Fig. 202. **Nervensystem von Acmaea fragilis**, nach WILLCOX, 1898. *1* Tentakelnerv, *2* Augennerv, *3* Pedalganglion, *4* rechtes Pleuralganglion, *5* linker Osphradialnerv, *6* Visceralconnectiv, *7* Pedalstrang, *8* linkes Osphradialganglion, *9* Kiemennerv, *10* Buccalconnectiv, *11* Cerebralganglion, *12* Mantelrandnerv.

Fig. 203. **Nervensystem von Patella.** Die Figur ist nach Zeichnungen von PELSENEER, Epipod., 1888, und BOUVIER, 1887, combinirt. *1* Cerebralganglion, *2* Cerebralcommissur, *3* Labialganglion, *4* Buccalganglion, *5* Cerebropleuralconnectiv, *6* Cerebropedalconnectiv, *7* Nervus acusticus, *8* Gehörbläschen, *9* Pleuralganglion, *10* Pedalcommissur, *11* rechtes, *12* linkes Osphradium, *13* Visceralganglion, *14* Supraintestinalganglion, *15* Pedalstränge, *16* Andeutung eines Subintestinalganglions.

b) Monotocardier (Fig. 205). Die Parietalganglien sind immer vorhanden. Die Cerebralcommissur ist kurz und liegt hinter dem Pharynx (excl. Ampullaria). Die Labialcommisssur fehlt (excl. Paludinidae, Ampullariidae). Pedalstränge und Quercommissuren fehlen (excl. die Architaenioglossa: Paludinidae, Cyclophoridae, Cypraeidae). Die Zahl der Visceralganglien variirt von 1—3.

Unsere besondere Aufmerksamkeit verdient die fortschreitende Ausbildung der sogenannten Zygoneurie. Schon bei den Dioto-

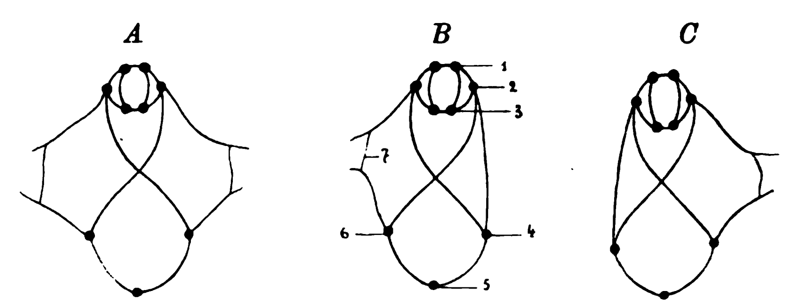



Fig. 204. **Schemata zur Demonstration der Dialyneurie und Zygoneurie des Prosobranchiernervensystems.** *A* **Dialyneures Nervensystem,** *B* **rechtsseitige Zygoneurie,** *C* **linksseitige Zygoneurie.** *1* Cerebralganglion, *2* Pleuralganglion, *3* Pedalganglion, *4* Subintestinalganglion, *5* Visceralganglion, *6* Supraintestinalganglion, *7* Mantelanastomose zwischen dem symmetrischen und asymmetrischen Mantelnerven (Zygose).

cardiern existirt eine Anastomose zwischen dem symmetrischen und dem asymmetrischen Mantelnerven jederseits, die Mantelanastomose (Zygose). Wenn diese Anastomose an den beiden Mantelnerven einer Seite sich bis zu ihrem Ursprung, d. h. bis zu den Ganglien, aus denen

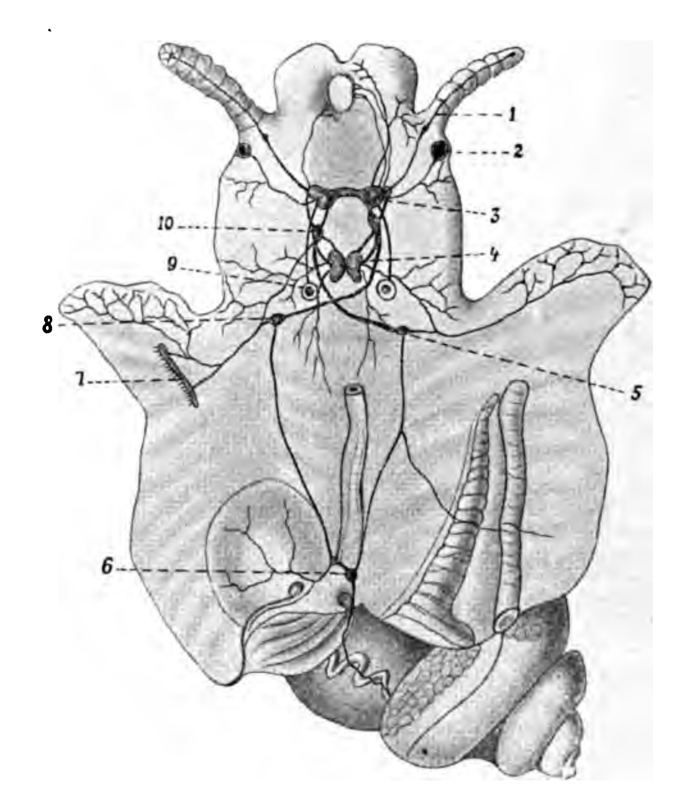



Fig. 205. **Nervensystem von Cyclostoma elegans,** nach LACAZE-DUTHIERS, Otocyst. Moll., 1872. *1* Tentakelnerv, *2* Auge, *3* Cerebralganglion, *4* Pedalganglion, *5* Subintestinalganglion, *6* Visceralganglion, *7* Osphradium, *8* Supraintestinalganglion, *9* Gehörbläschen, *10* Pleuralganglion.

diese Mantelnerven entspringen, verschiebt, so wird sie zu einem Mantelconnectiv, welches das Pleuralganglion der einen Körperseite mit dem Intestinalganglion der nämlichen Seite verbindet. Es entsteht also ein neues, accessorisches Pleurointestinalconnectiv, welches aber im Gegensatz zu dem schon bestehenden, asymmetrischen, gedrehten ein symmetrisches, ungedrehtes ist. Die Zygoneurie besteht eben in dem Auftreten eines solchen Mantelconnectives. In der grossen Mehrzahl der Fälle, in denen die Zygoneurie auftritt, ist sie eine rechtsseitige (einige Rostrifera, nämlich ein Theil der Cerithiidae, Ampullariidae, Turitellidae, Xenophoridae, Struthiolariidae, Chenopidae, Strombidae, Calyptraeidae, ferner alle Proboscidifera siphonostomata und alle Stenoglossa). Seltener ist die Zygoneurie eine linksseitige (Ampullariidae, einige Crepidulidae, Naticidae, Lamellariidae, Cypraeidae). Bei den übrigen Prosobranchiern kommt jederseits, wie bei den Diotocardiern, nur eine Mantelanastomose vor; man sagt dann, das Nervensystem sei dialyneur (Fig. 204).

Schliesslich ist noch die mit der Ausbildung der Zygoneurie gleichen Schritt haltende, fortschreitende Concentration des centralen Nervensystems der Monotocardier zu betonen. Die Connective, welche die verschiedenen Ganglien miteinander verbinden, verkürzen sich immer mehr, so dass man schliesslich vorn am Schlunde einen Haufen von Ganglien antrifft; es sind dies die einander sehr genäherten Cerebral-, Pleural-, Pedal-, Subintestinal- und Supraintestinalganglien, zu denen sich noch die kleinen Buccalganglien gesellen. Nur die Visceralganglien bleiben im Eingeweidesack zurück.

Das Nervensystem der Heteropoden zeigt bedeutende Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten bei Prosobranchiern und hat in Folge dessen auch sehr verschiedenartige Auslegung erfahren; doch ist so viel sicher, dass es sich um ein chiastoneures Nervensystem, wie es den Vorderkiemern zukommt, handelt, wie denn die Heteropoden unbedingt zu den Monotocardiern gezählt werden müssen. Im Einzelnen halten wir uns an die neueste Deutung (von PELSENEER), wollen jedoch überleitend zunächst noch das Nervensystem von Ianthina betrachten, einer pelagisch treibenden Form, die möglicherweise den Heteropoden nahe steht. Hier herrscht typische Chiastoneurie; die Pleuralganglien sind mit den Cerebralganglien verschmolzen und die Intestinalganglien weit nach hinten verlagert. Letzteren beiden Charakteren begegnen wir bei den Heteropoden wieder. Alle Commissuren und Connective sind lang. Die Buccalganglien hängen mit den cerebralen durch 2 Connective zusammen, von denen jedoch nur jederseits das innere ein eigentliches Buccalconnectiv darstellt, während das äussere secundär durch Anastomose eines Cerebralnerven mit dem Buccalganglion entstanden ist. Zygoneurie ist rechtsseitig vollkommen, linksseitig beinahe erreicht (Fig. 206).

Unter den Heteropoden zeigen die Atlantidae im Nervensystem die einfachsten Verhältnisse. Cerebral- und Pleuralganglien sind hier noch nicht vollständig verschmolzen, ebenso sind Pleuropedal- und Cerebropedalconnective theilweise noch von einander getrennt; bei den anderen Formen verschmelzen aber die Pleural- mit den Cerebralganglien und ebenso (mit Ausnahme von Carinaria) die Cerebropedal- und Pleuropedalconnective vollkommen. Die beidseitigen Cerebral-, resp. Cerebropleuralganglien sind stets an einander gelagert; ebenso sind die beiden Pedalganglien dicht an einander gerückt. Pleurovisceralconnective gekreuzt. Zygoneurie kommt nicht vor. Bei Carinaria tritt das Intestinalganglion jederseits secundär mit dem gleichseitigen Pedalganglion in

Verbindung, was zu der früher geäusserten Ansicht führte, dass die Pleuralganglien mit den Pedalganglien vereinigt seien. Bei Firola kommt es zu einer weitgehenden Verschmelzung aller Connective, die von den Cerebropleuralganglien abgehen.

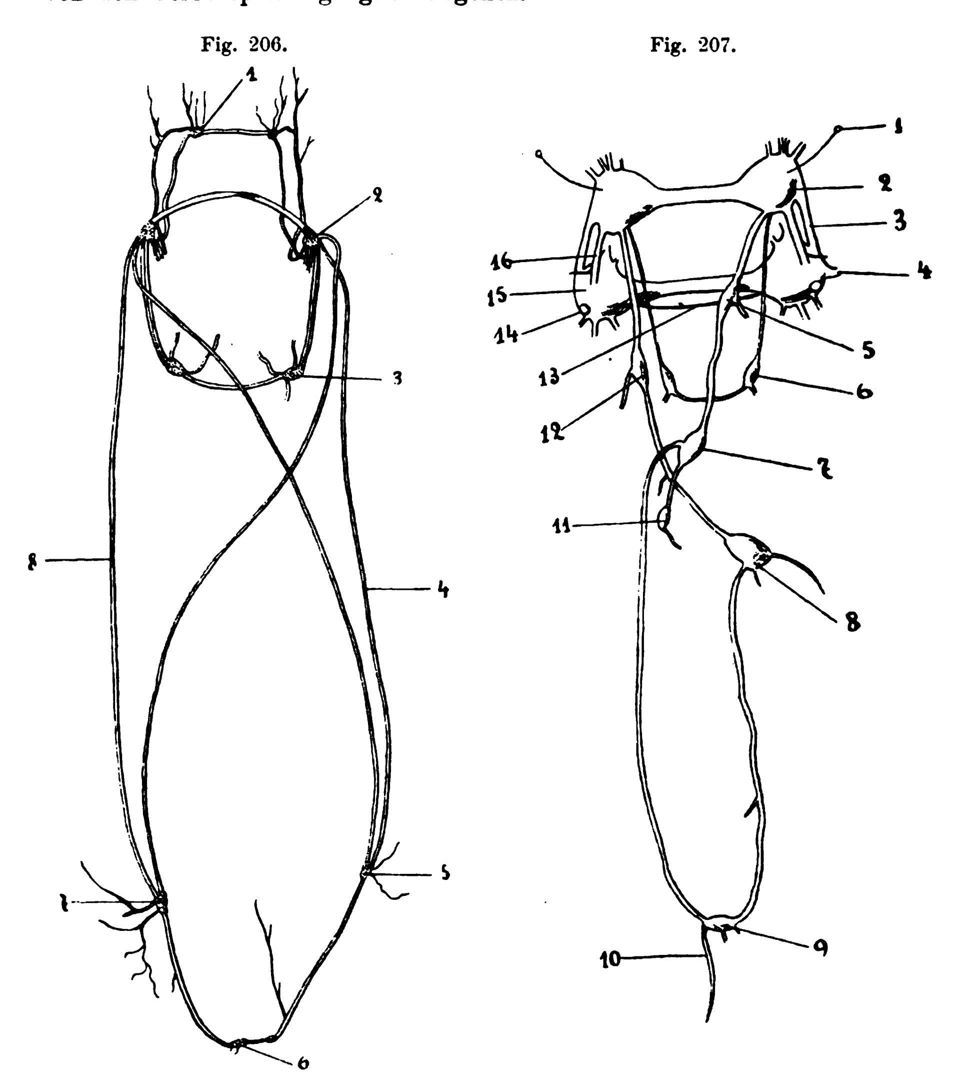



Fig. 206. **Nervensystem von Ianthina,** schematisch, nach HALLER, 1894. Die Zygoneurie ist thatsächlich auf der linken Seite nicht vollständig; doch ist die linksseitige Mantelanastomose dem Supraintestinalganglion sehr stark genähert. *1* Buccalganglion, *2* Cerebropleuralganglion, *3* Pedalganglion, *4* rechtsseitiges Mantelconnectiv (Zygoneurie), *5* Subintestinalganglion, *6* Visceralganglion, *7* Supraintestinalganglion, *8* linksseitiges Mantelconnectiv (Zygoneurie).

Fig. 207. **Nervensystem von Actaeon tornatilis,** von oben, nach PELSENEER, 1894. *1* Auge, *2* Cerebropleuralganglion, *3* Cerebropedalconnectiv, *4* Penisnerv, *5* rechtes accessorisches Pallialganglion, *6* Buccalganglion, *7* Supraintestinalganglion, *8* Subintestinalganglion, *9* Visceralganglion, *10* Genitalnerv, *11* Osphradialganglion, *12* linkes accessorisches Pallialganglion, *13* Parapedalcommissur, *14* Otocyste, *15* Pedalganglion, *16* Pleuropedalconnectiv.

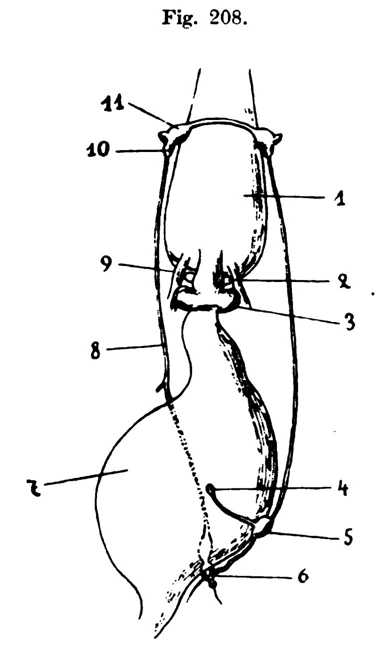
II. Opisthobranchia. Das Nervensystem, das die typischen Gastropodenganglien aufweist, schliesst sich an dasjenige der Prosobranchier an. Charakterisirt wird es erstens durch das Fehlen der Chiastoneurie, d. h. die ungekreuzten Pleurovisceralconnective, und zweitens durch die ausgesprochene Tendenz zur Concentration der Ganglien um das hintere Ende des Pharynx herum. Das Fehlen der Chiastoneurie ist jedoch, wie bereits erwähnt wurde, für die Opisthobranchier nicht ursprünglich; denn die ältesten Formen (Actaeon) besitzen noch deutlich gekreuzte Pleurovisceralconnective. Den Ausgangspunkt bildet also ein chiastoneures Nervensystem, an dem nun innerhalb der Opisthobranchier die Tendenz zur Aufhebung der Kreuzung sich geltend macht, d. h. das Supraintestinalganglion wird über den Darm hinweg wieder auf die rechte Seite, das Subintestinalganglion unter dem Darm hindurch wieder auf die linke Seite des Körpers verschoben. Der Process verläuft gerade im umgekehrten Sinne wie der Torsionsvorgang, der zur Erklärung des Entstehens der Chiastoneurie angenommen wird. Dieser Rückverschiebungsvorgang kann als Detorsion der Pleurovisceralconnective bezeichnet werden.

a) Tectibranchia. Actaeon besitzt noch ein Nervensystem, das in den wesentlichen Punkten mit dem der Prosobranchier übereinstimmt (Fig. 207). Von den Pleuralganglien, die hier mit den Cerebralganglien verschmolzen sind, gehen die Pleurointestinalconnective ab, vom rechten Cerebropleuralganglion ein Connectiv über den Darm hinweg nach der linken Seite zu einem Ganglion, das hauptsächlich Ctenidium und Osphradium innervirt, d. h. zum Supraintestinalganglion, vom linken Cerebropleuralganglion ein Connectiv unter dem Darm hindurch zu dem rechts gelegenen Subintestinalganglion. Ein Visceralganglion ist vorhanden. Die Pedalganglien werden, wie allgemein bei den Tectibranchiern, durch 2 Commissuren verbunden, die eigentliche Pedal- und die Parapedalcommissur.

Bei den anderen Vertretern der Cephalaspidea lässt sich nun schrittweise der Process der Detorsion der Pleurovisceralconnective mit ihren Parietalganglien verfolgen. Scaphander, Bulla, Acera demonstriren in ihrem Nervensystem verschiedene Etappen auf diesem Wege (Fig. 208, 209). Bei Acera z. B. ist die Detorsion in dem Sinne bereits vollendet, dass das Supraintestinalganglion wieder wie ursprünglich auf der rechten Seite des Körpers liegt und nun besser wieder als rechtes Parietalganglion bezeichnet wird, während das Subintestinalganglion auf der linken Seite sich findet, daher wieder zum linken Parietalganglion geworden ist; doch auch hier bleibt noch eine letzte Erinnerung an die vorausgegangene Torsion bestehen: das rechte Parietalganglion nimmt eine dorsale Lage ein gegenüber dem linken, das noch unter dem Darme sich befindet.

Für die Cephalaspidea sei ferner hervorgehoben: 1) Bei manchen Formen (Actaeon, Scaphander, Bulla striata, Philine, Doridium) liegt die Cerebralcommissur wie bei den Diotocardiern unter den Prosobranchiern noch vor dem Pharyngealbulbus, bei anderen rücken die Cerebralganglien hinter denselben. 2) Es zeigt sich die Tendenz, die Ganglien auf der Dorsalseite des Vorderdarmes zu concentriren: Annäherung der beiden Cerebralganglien, Annäherung der Pleuralganglien an die Cerebralganglien, hier und da bis zur vollkommenen Verschmelzung (Actaeon), Wanderung des rechten Parietal-(Supraintestinal-)ganglions gegen das rechte Pleural-

Fig. 208.



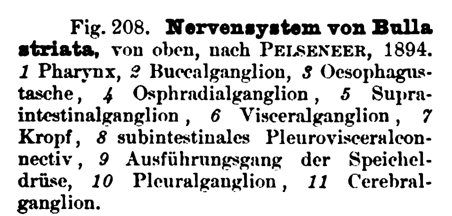



Fig. 208. **Nervensystem von Bulla striata,** von oben, nach PELSENEER, 1894. *1* Pharynx, *2* Buccalganglion, *3* Oesophagustasche, *4* Osphradialganglion, *5* Supraintestinalganglion, *6* Visceralganglion, *7* Kropf, *8* subintestinales Pleurovisceralconnectiv, *9* Ausführungsgang der Speicheldrüse, *10* Pleuralganglion, *11* Cerebralganglion.

Fig. 209.

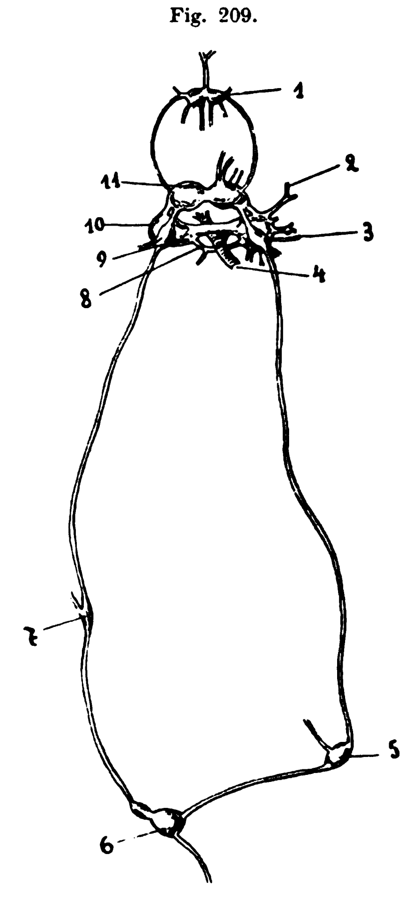



Fig. 209. **Nervensystem von Acera bullata,** von oben, nach PELSENEER, 1894. *1* Buccalganglion, *2* Penisnerv, *3* Mantelnerv, *4* vordere Aorta, *5* Supraintestinalganglion (rechtes Parietalganglion), *6* Visceralganglion, *7* Subintestinalganglion (linkes Parietalganglion), *8* Parapedalcommissur, *9* Pleuralganglion, *10* Pedalganglion, *11* Cerebralganglion.

ganglion hin (Philine, Doridium, Gastropteron). Das linke Parietal-(Subintestinal-)ganglion kann fehlen oder sich dem linken Pleuralganglion anlagern (Gastropteron). 3) Es können mehrere (3) Visceralganglien auftreten (Fig. 210). 4) Von den Pedalganglien aus werden auch die Parapodien innervirt.

Das Nervensystem der Pteropoda thecosomata, die wir von Cephalaspiden herleiten, stimmt im Allgemeinen mit dem Nervensystem dieser letzteren überein, besonders darin, dass die Pleuralganglien dicht an die Cerebralganglien herangerückt oder mit ihnen verschmolzen sind. Es sind die Pleurovisceralconnective so stark verkürzt, dass die in ihrem Verlaufe liegenden Ganglien dicht an die Cerebral- und Pedalganglien herangerückt sind. Gewöhnlich sind zwei solcher Ganglien vorhanden (das rechte Parietal- und ein Visceralganglion?), seltener drei (zwei Intestinal- und ein Visceralganglion?). Die Pedalganglien innerviren auch die den Parapodien der Cephalaspidea entsprechenden Flossen. Im Gegensatz zu den Cephalaspiden und überhaupt zu den meisten Opistho-

branchiern zeigt sich hier jedoch eine Concentration der Nervencentren gegen die ventrale (sonst allgemein gegen die dorsale) Seite des Vorderdarmes hin; in Folge dessen sind auch die Cerebralganglien von einander weggerückt.

Aplysia (Fig. 211) als Vertreter der Anaspidea: Die beiden Cerebralganglien sind in der Mittellinie dicht an einander gerückt. Im Gegensatz zu den Cephalaspidea liegen die Pleuralganglien in nächster Nähe der Pedalganglien, so dass die Pleuropedalconnective stark verkürzt sind. Die Pedalcommissur ist doppelt, die vordere Commissur ist relativ kurz und dick, die hintere (Parapedalcommissur) länger und dünn. Von den Pleuralganglien ziehen die langen Pleurovisceralconnective nach hinten,

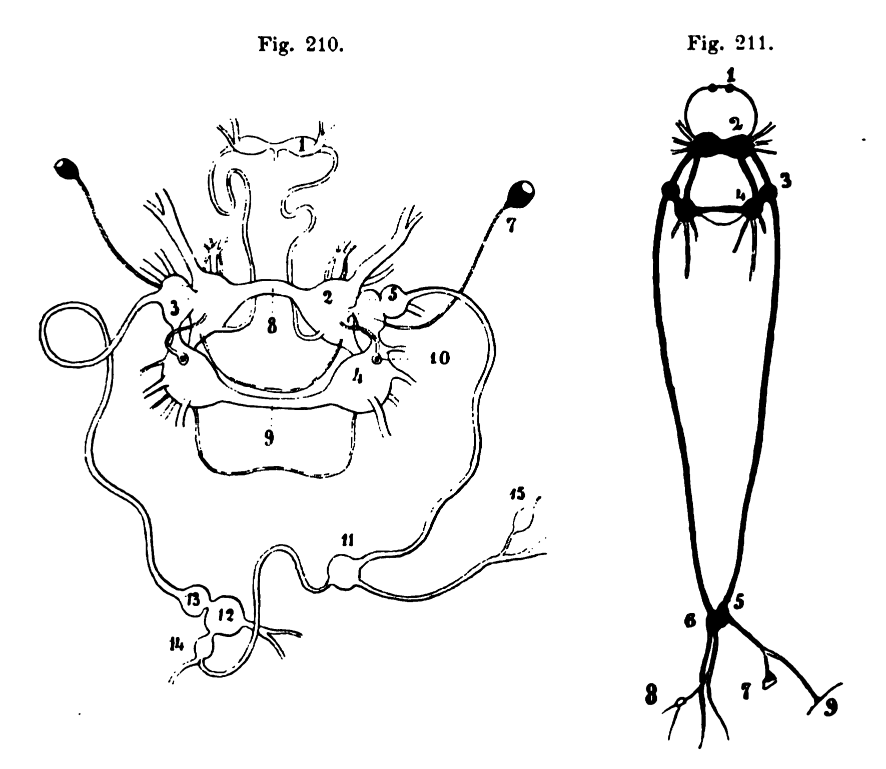



Fig. 210. **Nervensystem von Bulla hydatis,** nach VAYSSIÈRE, 1880. *1* Buccalganglion, *2* Cerebralganglion, *3* Pleuralganglion, *4* Pedalganglion, *5* Theil des rechten Pleuralganglions (?), *7* Auge, *8* Cerebralcommissur, *9* Pedalcommissur, *10* Gehörbläschen, *11* rechtes Parietalganglion, *12*, *13*, *14* Visceralganglien, *15* Branchialganglion.

Fig. 211. **Nervensystem von Aplysia,** nach verschiedenen Angaben combinirt, schematisch. *1* Buccalganglion, *2* Cerebralganglion, *3* Pleuralganglion, *4* Pedalganglion, *5* rechtes Parietalganglion, *6* Visceralganglion, *7* Osphradium, *8* Genitalganglion, *9* Branchialganglion.

um in 2 an einander gelagerte Ganglien einzumünden. Das rechte stellt das rechtsseitige Parietalganglion dar, indem dasselbe hauptsächlich die Kieme und das Osphradium innervirt. Die bezüglichen Nerven bilden an der Basis eines jeden dieser Organe ein Ganglion. Das linke ist das Visceralganglion. Einer der Nerven, die von ihm abgehen, bildet an der Basis der Anhangsdrüsen der Geschlechtsorgane ein Genitalganglion.

Bei anderen Anaspidea, z. B. Notarchus und Aplysiella (Fig. 212), sind die Pleurovisceralconnective so stark verkürzt, dass das Parietal- und Visceralganglion dicht an die periösophageale Gangliengruppe herangerückt sind, die also besteht aus den 2 Cerebral-, 2 Pedal-, 2 Pleuralganglien, dem rechten Intestinal- und dem Visceralganglion. Die beiden Cerebralganglien sind auch durch eine dünne, untere Commissur, die Subcerebralcommissur, die übrigens bei den Tectibranchiern allgemein verbreitet ist, verbunden. Die Parapodien werden überall von den Pedalganglien aus innervirt. Das Nervensystem der Pteropoda gymnosomata, deren nächste Verwandte die Anaspidea sind, stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem Anaspidennervensystem vom Typus desjenigen von Notarchus überein.

Bei den Notaspidea geht die Concentration des Nervensystems, speciell die Verkürzung der Pleurovisceralconnective, weiter (Fig. 213). So leitet das Nervensystem dieser Formen zu dem äusserst concentrirten der Nudibranchier über. Tylodina besitzt übrigens unter den Notaspidea einzig noch 2 wohl geschiedene Parietalganglien.

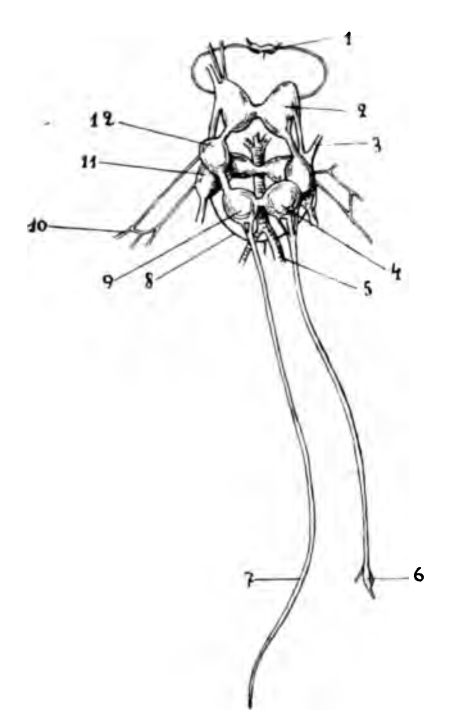



Fig. 212. **Nervensystem von Aplysiella petalifera**, nach PELSENEER, 1894. *1* Buccalganglion, *2* Cerebralganglion, *3* Penisnerv, *4* rechtes Parietalganglion, *5* Aorta, *6* Osphradialganglion, *7* Genitalnerv, *8* Parapedalcommissur, *9* Visceralganglion, *10* Plexus pleuropedalis, *11* Pedalganglion, *12* linkes Pleuralganglion.

b) Nudibranchia und Ascoglossa. Das Nervensystem ist charakterisirt durch die sehr starke Concentration der typischen Molluskenganglien und durch die Tendenz zur Bildung zahlreicher accessorischer Ganglien (an den Wurzeln der Tentakelnerven, der Rhinophorennerven, an der Basis der Tentakeln und Rhinophoren, im Verlaufe des Genitalnerven u. s. w.). Das Pleuralganglion ist dicht an das Cerebralganglion gerückt und kann mit demselben verschmelzen. Die Pedalganglien sind ebenfalls gegen die Cerebralganglien heraufgerückt, so dass jetzt der ganze ösophageale Gangliencomplex fast ganz auf die Dorsalseite des Oesophagus zu liegen kommt. Dadurch wird die unter dem Schlunde verlaufende Pedalcommissur, die allgemein doppelt ist, in die Länge gezogen. Die zweite Commissur, welche die Pedalganglien verbindet, ist die Parapedalcommissur, welche wir schon bei den Tectibranchiern angetroffen haben. Dort meist länger als die Pedalcommissur, verkürzt sie sich bereits bei den Notaspidea; bei den Nudibranchiern verläuft sie parallel der pedalen Commissur und liegt häufig mit der letzteren zusammen in einer gemeinsamen Scheide. Die Pleuro-

visceralconnective sind kurz und münden bisweilen in ein unpaares Visceralganglion (bei den Ascoglossen kommen meist noch 2 Parietalganglien vor), das ebenfalls in den Schlundgangliencomplex einbezogen scheint (Fig. 214). Auch dieses einzige Ganglion der Visceralconnective

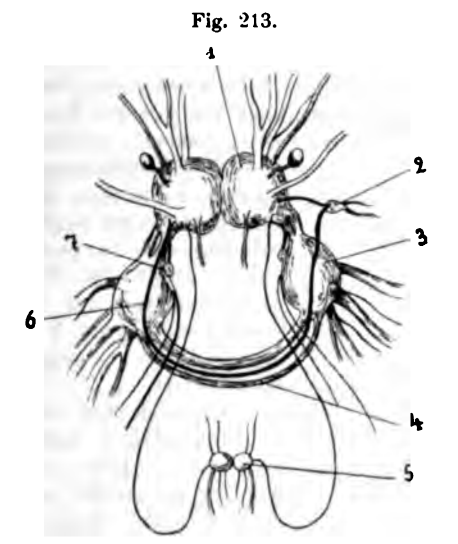



Fig. 213. **Nervensystem von Berthella (Pleurobranchus) Edwardsi,** nach VAYSSIÈRE, 1898. *1* Cerebropleuralganglien, *2* Visceralganglion, *3* Pedalganglion, *4* Parapedalcommissur, *5* Buccalganglion, *6* Pleurovisceralconnectiv, *7* Otocyste.

Fig. 214. **Nervensystem von Tritonia Hombergi,** nach PELSENEER, 1894. *1* Cerebralganglion, *2* Tentakelnerv, *3* Augennerv, *4* Pleuropedalconnectiv, *5* Penisnerv *6* Parapedalcommissur, *7* Pleurovisceralconnectiv, *8* Visceralganglion, *9* Buccalconnectiv, *10* Buccalganglion, *11* Gastroösophagealganglion, *12* Pedalcommissur, *13* Subcerebralcommissur, *14* Pedalganglion, *15* Cerebropedalconnectiv, *16* Otocyste, *17* Pleuralganglion.

kann fehlen (Fig. 215), dann nehmen die beiden Visceralconnective den Charakter einer unter dem Schlunde verlaufenden Commissur zwischen den beiden Pleuralganglien an, die der Pedalcommissur parallel verläuft und sich mit ihr vereinigen kann. Sehr weit geht die Verschmelzung der Ganglien des gesammten circumösophagealen Complexes z. B. bei Tethys, wo jederseits das Pleural- und Pedalganglion mit dem Cerebralganglion verschmolzen ist. Das so gebildete Pleurocerebropedalganglion legt sich seinerseits wieder in der dorsalen Mittellinie dicht an das gegenüberliegende an, so dass eine grosse, supra-

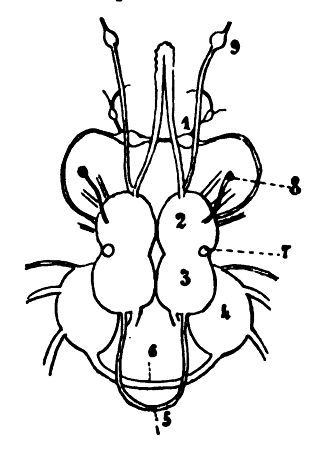



Fig. 215. **Nervensystem von Janus,** nach PELSENEER, Epipod., 1891, vereinfacht. *1* Buccalganglien, *2* Cerebralganglien, *3* Pleuralganglien, *4* Pedalganglien, *5* Commissur zwischen den zwei Pleuralganglien, welche den beiden Pleurovisceralconnectiven der übrigen Mollusken entspricht, *6* Pedalcommissur, *7* Gehörbläschen, *8* Auge, *9* Rhinophorenganglion.

ösophageale Ganglienmasse zu Stande kommt, an der man aber immer noch in der Gruppirung der Ganglienzellen und in der Anordnung der Faserzüge die Zusammensetzung aus den 6 typischen Ganglien erkennen kann. Von der supraösophagealen Ganglienmasse geht jederseits ein Nerv ab, der sich unter dem Schlunde mit seinem Gegenüber vereinigt. Es ist die Pedalcommissur, die sich bei genauerer Untersuchung als doppelt erweist. In der gleichen Hülle liegt noch ein weiterer feiner Nervenstrang, eine Subcerebralcommissur, die also die cerebralen Teile unter dem Oesophagus verbindet und die bei den Nudibranchiern gleich wie bei den Tectibranchiern sehr verbreitet ist (Fig. 214). Ein vierter, zarter, infraösophagealer Verbindungsstrang zwischen den Seitentheilen der supraösophagealen Ganglienmasse stellt die Visceralcommissur dar, in welche ein kleines Visceralganglion eingeschaltet ist.

Ueberall bei den Nudibranchiern finden sich die 2 Buccalganglien an der hinteren und unteren Wand des Pharynx. Sie sind miteinander durch eine Buccalcommissur und mit dem Gehirn durch 2 Cerebrobuccalconnective verbunden; ausserdem liegen in ihrer Nähe noch 2 accessorische Ganglien (gastro-ösophageale).

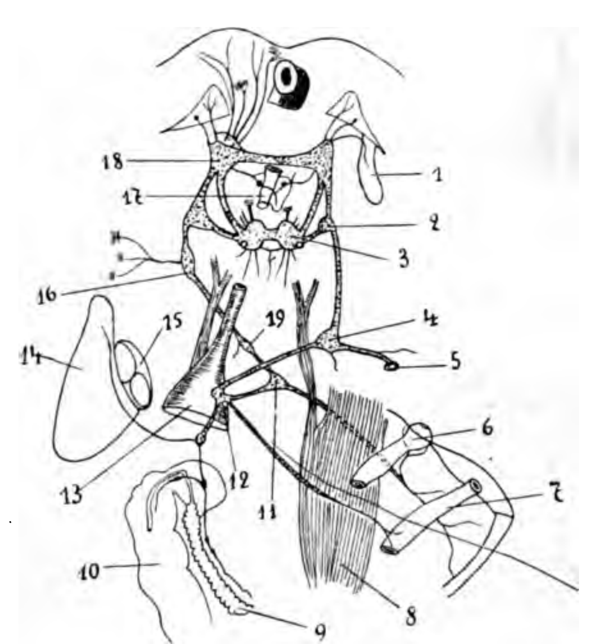



Fig. 216. **Nervensystem von Chilina dombeiana**, nach PLATE, Asymm. Moll., 1895. *1* Penis, *2* Pleuralganglion, *3* Pedalganglion, *4* Supraintestinalganglion, *5* Osphradium, *6* Vagina, *7* Rectum, *8* Columellarmuskel, *9* Zwittergang, *10* Spermoviduct, *11* Subintestinalganglion, *12* Visceralganglion, *13* Magen, *14* Niere, *15* Pericard, *16* accessorisches Ganglion des linken Pleurointestinalconnectivs (linkes Parietalganglion der anderen Pulmonaten), *17* Pharynx, *18* Cerebralganglion, *19* zweites accessorisches Ganglion des linken Pleurovisceralconnectivs.

Der gesammte circumösophageale Gangliencomplex ist bei den Nudibranchiern in eine bindegewebige Kapsel eingeschlossen.

III. Pulmonata. Wie für die Opisthobranchier ist auch für die Pulmonaten eine Abstammung von prosobranchierartigen Vorfahren mit chiastoneurem Nervensystem wahrscheinlich gemacht worden durch die Auffindung einer Form mit gekreuzten Pleurovisceralconnectiven, nämlich Chilina. Die Chiastoneurie ist hier allerdings nur noch in geringem Maasse ausgesprochen, aber immer noch deutlich erkennbar (Fig. 216). Das Subintestinalganglion, das noch auf der rechten Körperseite liegt, wird durch ein unter dem Darme verlaufendes Connectiv mit dem linken Pleuralganglion verbunden; das Supraintestinalganglion ist jedoch schon

ganz auf die rechte Seite gezogen und steht mit dem rechten Pleuralganglion in Verbindung; es innervirt das Osphradium. Der Process der Detorsion, wie wir ihn bei den Opisthobranchiern beobachtet haben, hat hier bereits begonnen und ist bei allen anderen Pulmonaten durchgeführt, so dass diese wieder ein secundär-symmetrisches Nervensystem ohne Kreuzung der Visceralconnective aufweisen, bei dem ein Parietalganglion, das dem Supraintestinalganglion der Streptoneuren entspricht, auf der rechten Körperseite, ein Parietalganglion, dem Subintestinalganglion entsprechend, auf der linken Körperseite sich vorfindet. Nach einer Auffassung würde übrigens das linke Parietalganglion der Pulmonaten (ausgenommen Chilina) nicht mehr als gesondertes Centrum existiren, sondern mit dem Visceralganglion verschmolzen sein. Was man gewöhnlich als linkes Parietalganglion bezeichnet, wäre danach eine Neubildung, die

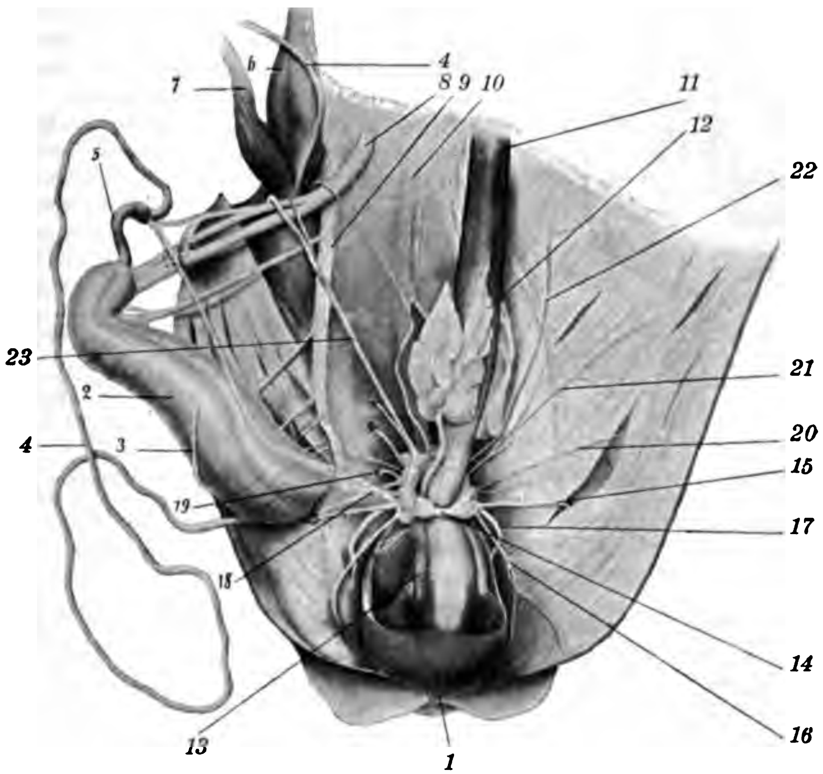



Fig. 217. **Präparat von Limnaea stagnalis zur Demonstration der Organe des Vorderkörpers,** Originalzeichnung von E. Tobler. Der Vorderkörper wurde in der dorsalen Medianlinie geöffnet, die Schnittränder nach beiden Seiten auseinander gelegt. *1* Pharynx, *2* grosse Penisscheide, *3* Protractor, *4* Vas deferens, *5* kleine Penisscheide, *6* Vagina, *7* Ductus des Receptaculum seminis, *8* vereinigte Retractoren des Penis, *9* musculöses Band, von dem die kleineren Rückziehmuskeln ausgehen, *10* Aorta cephalica, *11* Oesophagus, *12* Speicheldrüse, *13* Speicheldrüsengang, *14* Cerebralcommissur und circumösophageale Ganglienmasse; auf der rechten Seite, in der Figur links, sieht man hintereinander liegend Cerebral-, Pleural-, Parietal- und Visceralganglion. *15* Tentakelnerv, *16* Stirnlippennerv, *17* unterer Lippennerv, *18* Penisnerv, *19* Fussnerv (ebenso die 3 dahinter liegenden); *20* unterer Halsnerv, *21* oberer Halsnerv, *22* linker Pallialnerv, *23* rechter Pallialnerv.

bereits bei Chilina in Form eines in das linke Pleurointestinalconnectiv eingeschalteten, dem linken Pleuralganglion genäherten nervösen Centrums auftritt.

Chilina und andere ursprüngliche Formen (Auricula etc.) zeigen noch relativ lange Pleurovisceralconnective und überhaupt ein wenig concentrirtes Nervensystem; ebenso ist hier die Cerebralcommissur noch vor dem Pharyngealbulbus gelegen.

Im Uebrigen gilt für die Pulmonaten Folgendes. Das Centralnervensystem besitzt alle typischen Gastropodenganglien. Sie bilden zusammen, ähnlich wie bei so vielen Opisthobranchiern und manchen Prosobranchiern, unmittelbar hinter dem Pharyngealbulbus einen circumösophagealen Gangliencomplex, in welchen auch die Parietalganglien und das Visceralganglion einbezogen sind. Dabei haben die einander sehr genäherten Cerebralganglien eine dorsale, alle übrigen einander ebenfalls sehr genäherten Ganglien eine ventrale Lage. Dementsprechend sind die Cerebropedal- und Cerebropleuralconnective immer deutlich zu unterscheiden. Bei Testacella sind sie sogar, wohl in Anpassung an die besondere Gestalt und aussergewöhnlich starke Ausbildung des Pharyngealbulbus, langgestreckt. Alle übrigen Connective hingegen und alle Commissuren sind stark verkürzt, so dass die durch sie verbundenen Ganglien dicht an einander liegen. Ein Visceralganglion existirt immer, und gewöhnlich auch in jedem Pleurovisceralconnectiv ein Parietalganglion. Das Osphradium wird, wenn es existirt (Basommatophoren), von dem Parietalganglion der betreffenden Seite innervirt. Bei den rechtsgewundenen Formen liegt es rechts, bei den linksgewundenen links, bei den ersteren ist das rechte Parietalganglion grösser als das linke, bei den letzteren umgekehrt. Das kleinere Parietalganglion kann auch mit dem benachbarten Pleuralganglion verschmelzen. An den Cerebralganglien treten häufig Lappen auf, in denen bestimmte Gruppen von Nerven ihren Ursprung nehmen. Die Pedalcommissur ist häufig doppelt. Buccalganglien existiren immer. Sie liegen, mit dem Cerebralganglion durch Cerebrobuccalconnective, unter sich durch die Buccalcommissur verbunden, hinten am Pharynx unter dem austretenden Oesophagus.

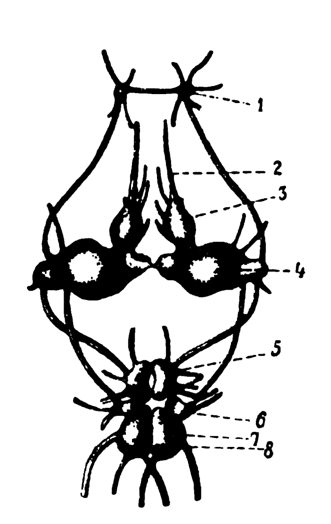



Fig. 218. **Centraler Theil des Nervensystems von Helix pomatia**, nach BÖHMIG, 1883, und LEUCKART (Wandtafeln), etwas schematisirt, indem die Abgrenzungen der Ganglien in Wirklichkeit nicht so scharf sind. *1* Buccalganglien, *2* Augennerven mit verdickter Wurzel (*3*), aus den Cerebralganglien (*4*) entspringend, *5* Pedalganglien, *6* Pleuralganglien, *7* Parietalganglion, *8* Visceralganglion.

## C. Scaphopoda.

Das Nervensystem (Fig. 176, p. 174) ist symmetrisch, die Visceralconnective ungekreuzt. Die beiden Cerebralganglien liegen einander sehr genähert, vor (resp. bei horizontal gedachtem Darme über)

dem Schlunde über der Schnauze, die beiden dicht an einander liegenden Pedalganglien finden sich in der Vorderseite des Fusses, ungefähr in der Mitte seiner Länge und sind mit den Cerebralganglien durch 2 lange Cerebropedalconnective verbunden. Die 2 Pleuralganglien liegen dicht an und über den Cerebralganglien, so dass das Cerebropleuralconnectiv sehr verkürzt ist. Das Pleuropedalconnectiv verschmilzt sofort mit dem Cerebropedalconnectiv, um mit diesem vereinigt das Pedalganglion zu erreichen. Hinten, rechts und links vom Enddarm, in der Nähe des Afters liegen 2 durch eine längere hinter dem Darm verlaufende Commissur verbundene Ganglien der Pleurovisceralconnective (Visceralganglien). Von den Visceral- oder den Pleuralganglien gesonderte Parietalganglien kommen nicht vor.

Buccalnervensystem. Von den Cerebralganglien geht jederseits ein Connectiv zu 2 hinter (bei horizontal gedachtem Schlunde unter) dem Schlunde gelegenen Buccalganglien (untere Buccalganglien); diese entsenden je ein Connectiv nach oben zu 2 seitlich der Buccalmasse anliegenden Ganglien (obere Buccalganglien). Sowohl die unteren wie die oberen Buccalganglien sind je durch eine hinter (unter) dem Schlunde verlaufende Commissur verbunden. In der Commissur der oberen Buccalganglien finden sich noch 2 kleine Ganglien eingeschaltet; von der unteren Commissur gehen Nerven zu den 2 Ganglien des Subradularorganes ab.

## D. Lamellibranchia.

Das Nervensystem der Lamellibranchier (Fig. 221) ist, der Gesammtorganisation entsprechend, vollständig symmetrisch und besteht typisch aus 3 Ganglienpaaren, 1) den Cerebropleuralganglien, 2) den Pedalganglien und 3) den Visceroparietalganglien. Diese 3 Ganglienpaare sind im Allgemeinen weit von einander entfernt, also durch lange Connective verbunden. Die beiden Pedalganglien liegen immer dicht an einander, während die beiden Cerebropleural- und meist auch die beiden Visceroparietalganglien durch deutliche, mit Ganglienzellen besetzte Commissuren verbunden sind.

1) Die Cerebropleuralganglien sind aus der Verschmelzung der Cerebralganglien mit den Pleuralganglien hervorgegangen. Den directen Beweis hierfür liefert das Verhalten der Protobranchier, unter denen einzelne Formen (Nucula) die Pleuralganglien noch gesondert zeigen; die Pleuralganglien liegen unmittelbar hinter den Cerebralganglien am Anfang der Visceralconnective (Fig. 219). Die Pleuropedalconnective verlaufen eine Strecke weit gesondert, um sich dann aber mit den Cerebropedalconnectiven zu vereinigen. Bei Leda, Malletia und Solemya unter den Protobranchiern sind Cerebral- und Pleuralganglien schon ziemlich verschmolzen, immerhin äusserlich durch eine schwache Furche zu unterscheiden, die Connective zu den Pedalganglien sind auch hier noch eine Strecke weit gesondert, bei Solemya erscheinen sie äusserlich einheitlich, besitzen aber noch getrennte Wurzeln. Yoldia endlich zeigt bereits das gewöhnliche Verhalten des Nervensystems der Lamellibranchier: einheitliche Cerebropleuralganglien mit nur einem Connectiv jederseits zu den Pedalganglien.

Die Cerebropleuralganglien sind supraösophageal und liegen dem vorderen Schalenmuskel an, wenn ein solcher existirt. Sie entsenden Nerven in die Mundlappen, den vorderen Schliessmuskel und den Mantel.

2) Die Pedalganglien liegen an der Basis des Fusses.

3) Hinten unter dem Enddarm, hinter dem Fuss, meist dem hinteren Schalenmuskel anliegend, doch bei den Protobranchiaten viel weiter vorn, liegt das dritte Ganglienpaar, welches den Ganglien der Visceral-

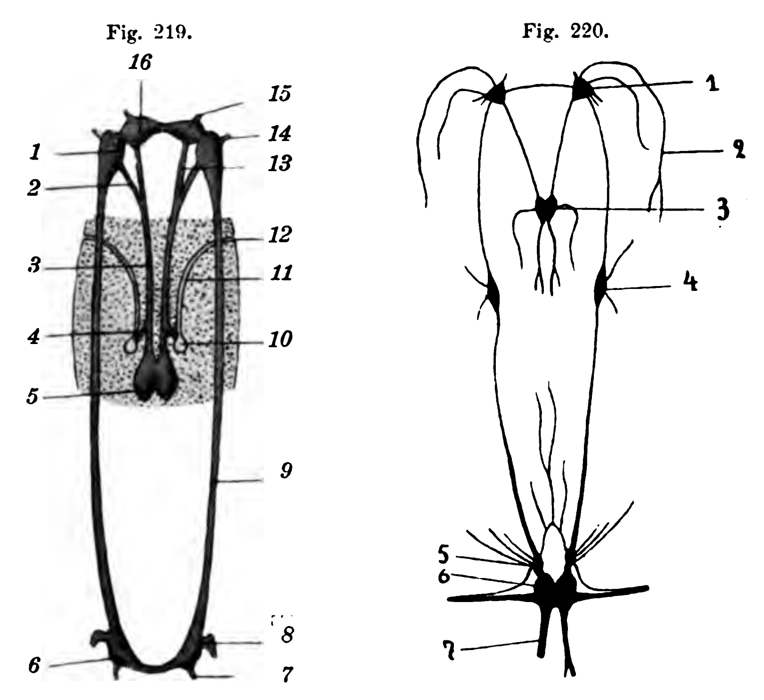



Fig. 219. **Nervensystem von Nucula**, nach PELSENEER, Zool. Jahrb. Anat., 1891. Mittlere Partie des Fusses punktirt. *1* Pleuralganglion, *2* Pleuropedalconnectiv, *3* gemeinsamer Stamm der Pleuropedal- und Cerebropedalconnective, *4* Otocystennerv, *5* Pedalganglion, *6* Visceroparietalganglion, *7* hinterer Mantelnerv, *8* Osphradium, *9* Pleurovisceralcommissur, *10* Otocyste, *11* Kanal der Otocyste, der bei *12* nach aussen mündet, *13* Cerebropedalconnectiv, *14* vorderer Mantelnerv, *15* Nerv, der zu den Mundlappen geht, *16* Cerebralganglion.

Fig. 220. **Nervensystem von Dreissensia polymorpha**, nach BABOR, 1895. *1* Cerebropleuralganglion, *2* vorderer Mantelnerv, *3* Pedalganglion, *4* Parietalganglion (?), *5* accessorisches Ganglion des Visceralconnectivs (Osphradialganglion), *6* Visceralganglion, *7* hinterer Mantelnerv.

connective der Gastropoden entspricht. Sein Innervationsgebiet entspricht demjenigen der vereinigten Parietal- und Visceralganglien der Gastropoden, denn diese Visceroparietalganglien innerviren in der That die beiden Ctenidien, die beiden Osphradien, den hinteren Manteltheil, den hinteren Schliessmuskel, die Eingeweide.

Bei Dreissensia liegt im Verlaufe der Visceralconnective, ungefähr in der Mitte zwischen Cerebropleural- und Visceralganglien ein besonderes Ganglienpaar, das unter anderen auch Nerven zu den Kiemen

abgiebt. Vielleicht handelt es sich hier um gesonderte Parietalganglien (Fig. 220.) Andererseits muss aber hervorgehoben werden, dass auch bei einigen anderen Muscheln (z. B. Najaden, Cardium, Mya etc.) an ähnlicher Stelle Ganglien, sogen. mediane Ganglien, gefunden worden sind, die hier vor allem die Geschlechtsorgane innerviren und in Folge dessen nicht als Parietalganglien angesehen werden können.

Das Buccalnervensystem (Nervensystem des Vorderdarmes) ist sehr reducirt, was mit dem Fehlen eines musculösen Pharynx und irgend einer Mundbewaffnung zusammenhängt. Der vordere Theil des Darmes

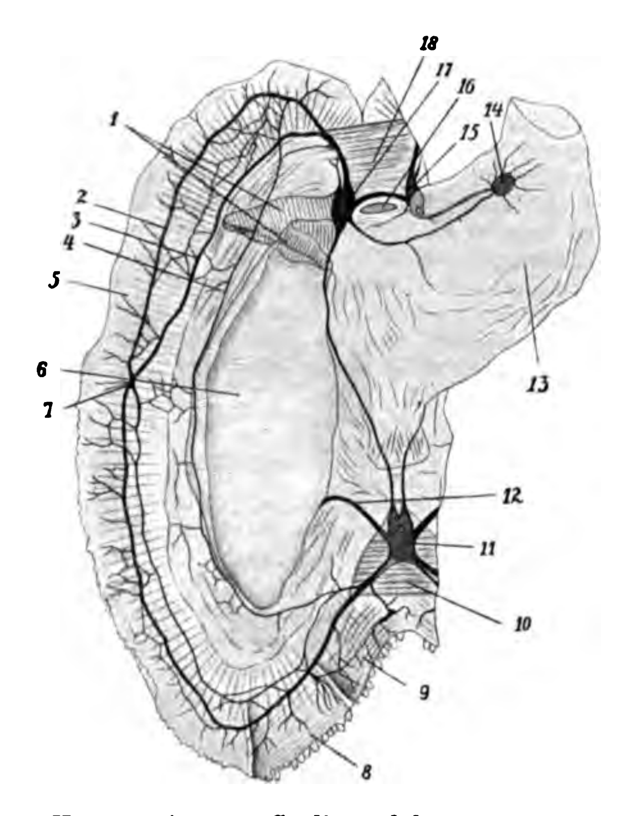



Fig. 221. **Nervensystem von Cardium edule,** nach DROST, 1886. Das Thier von der Bauchseite gesehen, der linke Mantel (in der Figur rechts) abgeschnitten, der rechte zurückgeschlagen, der Fuss auf die Seite gelegt. *1* Mundlappen, *2*, *3*, *4* Mantelnerven, welche annähernd dem Mantelrand parallel verlaufen, *2* der Mantelrandnerv, *5* Mantel, *6* Kieme, *7* Knotenpunkt der Hauptnerven des Mantels, *8* Mantelrand der Respirations-, *9* der Analöffnung, *10* hinterer Schliessmuskel, *11* Visceroparietalganglion, *12* Kiemennerv, *13* Fuss, *14* Pedalganglion, *15* linkes Cerebropleuralganglion, *16* Mund, *17* rechtes Cerebropleuralganglion, *18* vorderer Schliessmuskel.

erhält Nerven von den Visceralconnectiven. Da die Fasern dieser Nerven nachweislich aus den Cerebralganglien stammen, so ist die Annahme erlaubt, dass, bei verschwundenem Pharynx, die Buccalconnective sich mit den Visceralconnectiven vereinigt haben, so dass jetzt die Darmnerven aus diesen Connectiven und nicht direct aus dem Gehirn entspringen. Bei Pholadiden und Terediniden sind die Visceralconnective vor den

Visceroparietalganglien durch eine weitere, unter dem Darm verlaufende Commissur verbunden, die vielleicht als eine weit nach hinten verlagerte Buccalcommissur zu deuten ist. Ebenso findet sich bei Dreissensia vor den Visceralganglien jederseits in die Visceralconnective eingeschaltet ein accessorisches Ganglion, das mit seinem Gegenüber durch eine Commissur verbunden ist. Von letzterer gehen Nerven zu den Eingeweiden ab.

Der Mantel wird, wie schon aus dem Vorstehenden erhellt, einmal von den Cerebropleural- und dann von den Visceroparietalganglien aus innervirt.

Die beiden aus den Cerebropleuralganglien entspringenden, vorderen Mantelnerven verlaufen dem Mantelrand entlang nach hinten, um sich mit den beiden aus den Visceroparietalganglien stammenden, hinteren Mantelnerven zu verbinden. Dadurch kommt jederseits ein dem Mantelrand parallel verlaufender Nerv, der Mantelrandnerv, zu Stande, der wie ein Connectiv das Cerebropleuralganglion vorn mit dem Visceroparietalganglion hinten verbindet. Von diesem Mantelrandnerven gehen Nervenzweige an die Organe des Mantelrandes und an die Siphonen ab, und ausserdem steht er in Verbindung mit einem in der Mantelfalte reich entwickelten Nervenplexus, in welchem sich noch andere, vom Mantelrande weiter entfernte, d. h. mehr dorsalwärts gelegene, aber dem Mantelrand parallel verlaufende stärkere Verbindungsstränge accentuiren können. Im pallialen Nervenplexus und im Siphonalnervensystem können noch mehr oder weniger zahlreiche, kleine, periphere Ganglien zur Ausbildung gelangen.

## E. Cephalopoda.

Das symmetrische Nervensystem aller Cephalopoden zeichnet sich durch die sehr starke Concentration der typischen Molluskenganglien, auch derjenigen der Visceralconnective aus.

Zum Verständniss der nachfolgenden Darstellung sei bemerkt, dass wir uns den Pharynx und Oesophagus horizontal verlaufend denken, während diese Organe in Wirklichkeit senkrecht stehen und der Oesophagus in den Eingeweidesack zum Magen emporsteigt. Der Enddarm biegt dann wieder nach unten und hinten um. Wenn wir die Bezeichnungen unten und oben, vorn und hinten für die Ganglien des Centralnervensystems gebrauchen, so denken wir uns dabei eben den Pharynx und den Oesophagus in der für die anderen Mollusken normalen, horizontalen, nach hinten gerichteten Lage, setzen aber in Klammern die Bezeichnung der wirklichen Lage im Körper hinzu, z. B. das Cerebralganglion liegt über (vor), das Pedalganglion unter (hinter) dem Schlund, das Brachialganglion vor (unter) dem Infundibularganglion etc.

### I. Tetrabranchia (Fig. 222, 223, 224).

An dem den Schlund hinter der mächtigen Mundmasse umgebenden und hier noch nicht vollständig vom Kopfknorpel umhüllten Ganglienccomplex von Nautilus sind die Ganglien nicht scharf von den Commissuren und Connectiven gesondert. Die Cerebralganglien (*14*) sind repräsentirt durch einen breiten, bandförmigen, über (vor) dem Schlund verlaufenden Strang, von dem zwei den Schlund unten (hinten) umfassende ganglöse Stränge, ein vorderer

(unterer) und ein hinterer (oberer), abgehen. Der vordere (*7*) stellt die Pedal-, der hintere (*15*) die vereinigten Pleural- und Visceralganglien dar.

Vom Cerebralstrang entspringen seitlich die starken Augennerven, die sofort zu einem Ganglion opticum anschwellen, ferner zahlreiche Nerven zu den Lippen, die Hörnerven, die Geruchsnerven und die Cerebropharyngealconnective.

Vom Pedalstrang entspringen die Nerven für die den Mund umstellenden Tentakel und den Trichter, sowie diejenigen für die Augententakel; diese letztgenannten Nerven nehmen ihren Ursprung aus den an den Cerebralstrang grenzenden Theilen der Pedalganglien. Beim Weibchen gehen die Nerven, welche den inneren Ring von Ten-

Fig. 222.

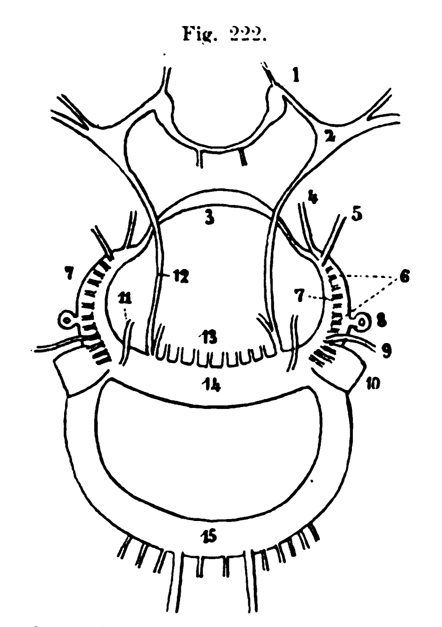



Fig. 223.

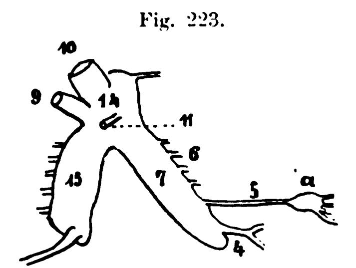



Fig. 222. **Nervensystem von Nautilus**, nach v. JHERING, 1877. *1* Buccalganglien, *2* Pharyngealganglien, *3* Pedalcommissur, *4* Trichternerv, *5* beim Weibchen Nerv für die Tentakel des hinteren und inneren Lappens; dieser Nerv schwillt bald zu einem Ganglion an (vergl. Fig. 223), *6* übrige Tentakelnerven, *7* Pedalstrang (= Pedalganglien), *8* Gehörorgan, *9* Riechnerv, *10* Opticus, *11* Augententakelnerv, *12* Connectiv zu dem Pharyngealganglion, *13* Lippennerven, *14* Cerebralstrang (= Cerebralganglien), *15* Pleurovisceralstrang. Das Buccalnervensystem ist in dieser Figur unrichtig eingezeichnet. Man vergl. Fig. 224. *12* in der Fig. 222, als Cerebropharyngealconnectiv bezeichnet, ist in Wirklichkeit die vordere (untere) Commissur zwischen den Pharyngealganglien (*5* in der Fig. 224). Die Cerebropharyngealconnective (jederseits doppelt) sind in Fig. 222 gegeben durch die von den Pharyngealganglien (*2*) nach der Seite abgehenden beiden Nerven.

Fig. 223. **Nervensystem von Nautilus**, von der rechten Seite, nach PELSENEER, bras des Céphalopod., 1888. Bedeutung der Zahlen wie in voriger Figur. *a* Ganglion für die Tentakel des hinteren und inneren Lappens beim Weibchen.

takeln versorgen, von einem partiellen Brachialganglion (Fig. 223*a*) ab, welches mit dem Pedalring durch ein Brachiopedalconnectiv verbunden ist. Nach neueren Untersuchungen sollen die beiden Brachialganglien zu einem einheitlichen Strange verschmolzen sein.

Vom Pleurovisceralstrang gehen zahlreiche Mantelnerven ab (ein Ganglion stellatum fehlt) und ferner zwei starke, der Mittellinie genäherte Visceralnerven, welche die Vena cava begleiten, die Kiemen, die Osphradien, die Gefässe innerviren und oben im Eingeweidesack ein Genitalganglion bilden.

Das sympathische Nervensystem (Fig. 224) besteht aus 2 jederseits vom Cerebralganglion am Schlunde nach vorn (unten) ziehenden Nervensträngen, die sich in je einem seitlich von der Buccalmasse gelegenen Pharyngealganglion vereinigen; die beiden Pharyngealganglien sind durch eine längere vordere (untere), infrabuccal verlaufende und eine kürzere hintere (obere) Commissur verbunden; in den Verlauf der letzteren sind 2 Buccalganglien eingeschaltet.

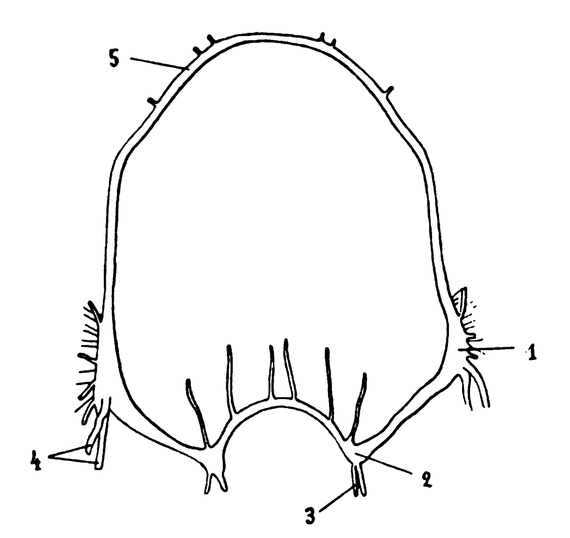



Fig. 224. **Buccalnervensystem von Nautilus pompilius**, nach KERR, 1895. *1* Pharyngealganglion, *2* Buccalganglion, *3* Nerven zum Pharynx, *4* Cerebropharyngealconnective, *5* vordere, untere Commissur zwischen den Pharyngealganglien.

## II. Dibranchia (Fig. 225, 226).

Die circumösophageale Ganglienmasse, die das gesammte Centralnervensystem enthält, ist ganz vom Kopfknorpel umschlossen. Die voluminösen, typischen Ganglien sind so stark zusammengedrängt, dass sie äusserlich nur undeutlich von einander abzugrenzen sind, und dass man die Connective und Commissuren äusserlich nicht sieht. Der ganze Complex besitzt eine ununterbrochene Rindenschicht von Ganglienzellen.

Charakteristisch für die Dibranchiata ist die mehr oder weniger deutliche Sonderung der Pedalganglien in 2 Paare, ein vorderes (oder unteres) und ein hinteres (oder oberes). Das erstere ist das Brachialganglion und innervirt die als Fusstheile zu betrachtenden Arme, das letztere ist das Trichterganglion und innervirt den als Epipodium zu deutenden Trichter. Diese Sonderung des Pedalganglions in ein Brachial- und in ein Trichterganglion ist auf die starke Entwickelung der den Kopf umwachsenden Fusstheile, d. h. der Arme zurückzuführen, ähnlich wie z. B. auch bei Natica, wo der vordere Fusstheil stark entwickelt ist und sich auf den Kopf zurückschlägt, sich von dem Pedalganglion ein Propedalganglion sondert. Bei den Dibranchiaten nun setzen sich die Brachialganglien mit den Cerebralganglien durch Cerebrobrachialconnective in Verbindung. Bei Eledone und Octopus stehen sie ausserdem noch durch eine dünne, supraösophageale Commissur in Verbindung.

Die Pleuralganglien liegen seitlich in der circumösophagealen Ganglienmasse, während die Ganglien der Visceralconnective, d. h. die Parietal- und Visceralganglien, durch die grösstmögliche Verkürzung dieser Connective dicht aneinander gerückt, den hinteren (oberen) Theil der subösophagealen Ganglienmasse bilden.

Folgendes sind die Connective, die man auf Schnitten durch die circumösophageale Ganglienmasse nachweisen kann:

1) Zwei Cerebrobrachialconnective, 2) 2 Cerebroinfundibularconnective, 3) 2 Cerebropleuralconnective, 4) 2 Brachioinfundibularconnective, 5) 2 Pleuroinfundibularconnective, 6) 2 Pleurobrachialconnective. Die Visceralconnective sind durch dichte Anlagerung der Visceralganglien als solche unkenntlich geworden.

Nerven der Cerebralganglien sind die beiden Augennerven, die bald an der Basis der Augen zu den riesigen Ganglia optica anschwellen, die Gehörnerven, die Geruchsnerven (eine Strecke weit mit den Sehnerven verschmolzen) und die Connective der Buccalganglien.

Von den Brachialganglien gehen die gesonderten Nerven der Arme ab, welche an der Basis der Armkrone durch einen Commissurenring reifenförmig miteinander verbunden sind. In den Armen verlaufend, schwellen die Armnerven, den Querreihen der Saugnäpfe entsprechend, zu aufeinander folgenden Ganglien an.

Die Trennung des Pedalganglions in ein Brachial- und ein Infundibularganglion lässt sich ontogenetisch und vergleichend - anatomisch nachweisen. Beim Männchen von Nautilus existirt keine solche Trennung, sondern Arm- und Trichternerven entspringen aus einem und demselben Ganglion. Bei Argonauta (Fig. 225 F) ist die Trennung äusserlich noch nicht sichtbar, sie wird in den ersten Spuren äusserlich unterscheidbar bei Octopus (E), progressiv deutlicher bei Sepia (D), Loligo (C) und Sepiola (B), bis schliesslich bei Ommastrephes (A) das deutlich gesonderte Brachialganglion, vom Infundibularganglion abgerückt, mit diesem durch ein auch äusserlich deutlich kenntliches, schlankes Connectiv verbunden ist.

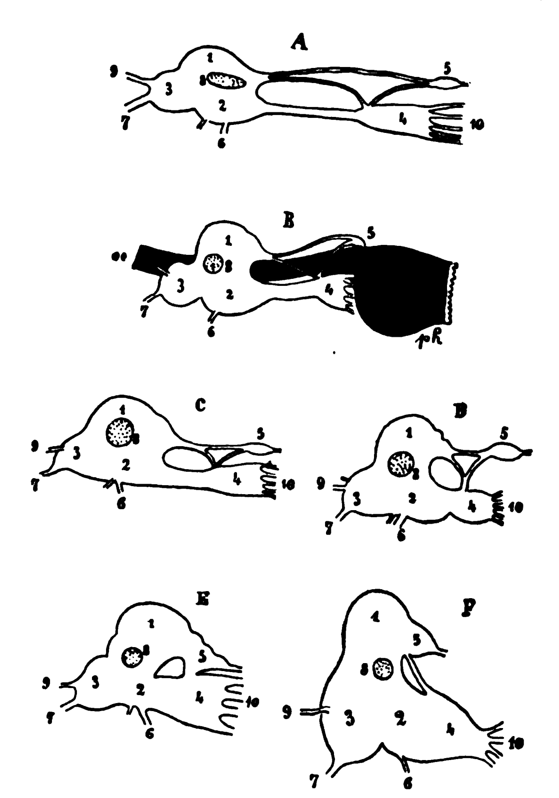


Fig. 225. **Centralnervensystem verschiedener Dibranchiaten,** von der rechten Seite. Sämmtliche Figuren nach Pelseneer, bras des Céphal., 1888. *A* **Ommastrephes.** *B* **Sepiola.** *C* **Loligo.** *D* **Sepia.** *E* **Octopus.** *F* **Argonauta.** *1* Cerebralganglion, *2* Pedalganglion, *3* Visceralganglion, *4* Brachialganglion, *5* oberes Buccalganglion, *6* Trichternerv, *7* Visceralnerv, *8* durchschnittener Opticus, *9* Mantelnerv, *10* Armnerven. In Fig. *B* ist der Pharynx *ph* und Oesophagus *oe* schwarz eingetragen.

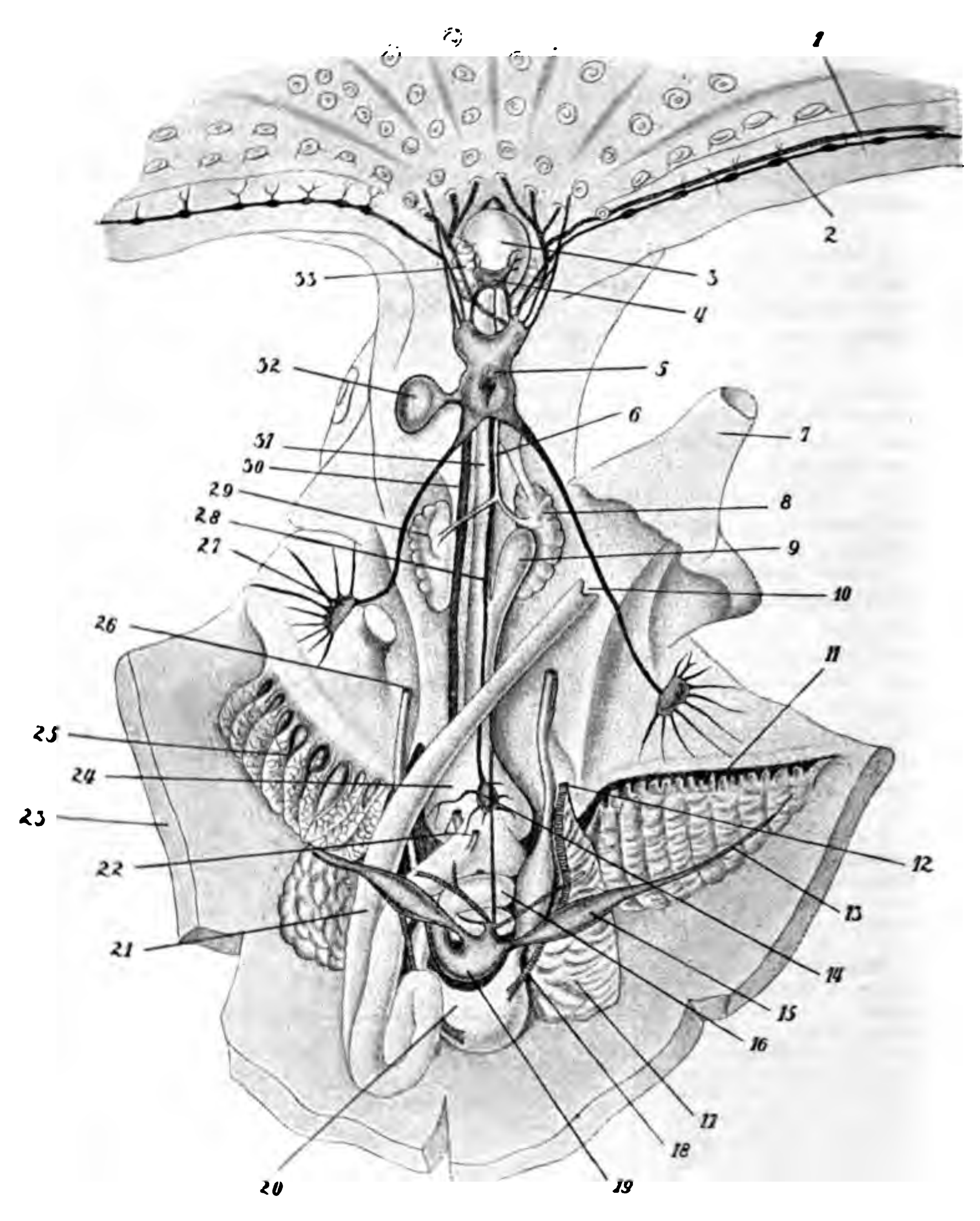



Fig. 226. **Anatomie von Octopus,** nach LEUCKART (Wandtafeln) und MILNE EDWARDS (CUVIER, Règne animal). Körper von hinten aufgeschnitten. Mantel nach rechts und links zurückgeklappt. Leber entfernt. *1* Armarterie. *2* Armnerv. *3* Pharynx. *4* Buccalganglion. *5* Cerebralganglion. *6* Ausführungsgang der oberen Speicheldrüsen. *7* Trichter, *8* obere Speicheldrüsen. *9* Kropf. *10* After. *11* zuführendes Kiemengefäss (Kiemenarterie), *12* Oeffnung der linken Niere. *13* abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), *14* Ganglion gastricum. *15* linker Vorhof des Herzens. *16* Spiralcoecum des Magens. *17* Nierensack, *18* Wasserkanal. *19* Herzkammer. *20* Ovarium. *21* Enddarm. *22* Ausführungsgänge der Verdauungsdrüse (Leber), nahe der Einmündung in den Darm abgeschnitten. *23* Mantel, *24* Magen. *25* rechtes Ctenidium. *26* Oeffnung des rechten Eileiters. *27* Ganglion stellare, *28* Nerv zum Ganglion gastricum. *29* obere Speicheldrüsen. *30* Aorta. *31* Oesophagus, *32* Ganglion opticum. *33* untere Speicheldrüsen.

Diese Auffassung, das Brachialganglion ein detachirter Theil des Pedalganglions, wird ferner nachdrücklich unterstützt durch folgende Thatsachen. Bei verschiedenen Decapoden (Ommastrephes, Illex, Todarodes, Chaunoteuthis) gehen vom Pedal-(Infundibular-)Ganglion Nerven in der Richtung des Brachialganglions ab, die sich mit den vom letzteren entspringenden Armnerven verbinden. Bei Eledone (Octopoden) wurzeln die Brachialnerven eigentlich im Infundibularganglion und durchziehen das Brachialganglion getrennt.

In derselben Reihenfolge, in welcher die Sonderung des Brachialganglions erfolgt, geschieht auch die Sonderung des sogenannten oberen Buccalganglions vom Cerebralganglion, wobei das Buccalganglion mit dem Brachialganglion durch das Brachiobuccalconnectiv in Verbindung bleibt.

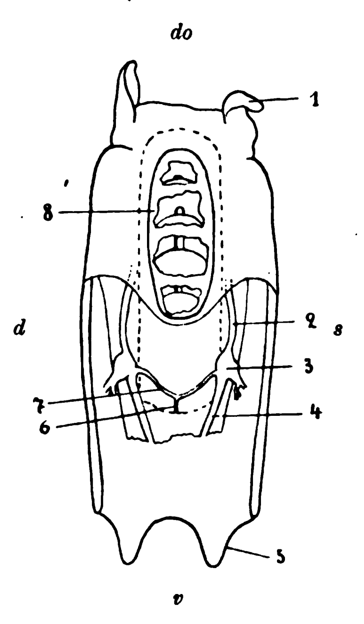



Fig. 227. **Mantelnerven und Stellarganglien von Spirula reticulata,** nach HUXLEY und PELSENEER, 1895. Ansicht von vorn; der untere Theil des Mantels ist auf der Vorderseite abgetragen; die innere Partie der Schale ist in den Umrissen punktirt dargestellt. *do* Dorsal, *v* ventral, *d* rechts, *s* links. *1* Flosse, *2* Flossennerv, *3* Stellarganglion, *4* Mantelnerv, *5* freier Mantelrand, *6* medianer Nerv, der von der Commissur (*7*) zwischen den beiden Stellarganglien abgeht, *8* äusserlich sichtbare Partie der Schale, zum Theil aufgebrochen, so dass man Scheidewände und Sipho sieht.

Aus den Pleuralganglien entspringen die 2 grossen Mantelnerven. Jeder Mantelnerv zieht nach hinten und oben und tritt an der Innenfläche des Mantels in ein Ganglion, das Ganglion stellatum, von welchem zahlreiche Nerven in den Mantel ausstrahlen, von denen einer, dorsalwärts verlaufend, als die directe Fortsetzung des Mantelnerven über das Ganglion stellatum hinaus imponirt. Oft (so bei fast allen Decapoden) theilt sich der Mantelnerv früher oder später nach seinem Austritt aus dem Pleuralganglion in 2 Aeste, von denen der eine zum Ganglion stellatum und über dasselbe hinaus zieht, um sich jenseits des Ganglions mit dem anderen zu verbinden, der am Ganglion vorbeigeht. Die beiden Ganglia stellata sind häufig durch eine Quercommissur verbunden. Bei Spirula ist diese Commissur nicht gerade gestreckt, sondern nach unten zu gebogen; von ihrer Mitte geht ein medianer Nerv ab, der am vorderen Rande der Schalenöffnung in die letzte Schalenkammer einbiegt und in der die Wohnkammer auskleidenden Partie des Mantels verläuft (Fig. 227). Dieses Verhalten lässt darauf schliessen, dass die einfache Commissur, die zwischen den beiden Stellarganglien bei vielen Dibranchiaten sich findet, aus der Vereinigung zweier Pallialnerven, die mit dem Rudimentärwerden der Schale ihre Bedeutung verloren, hervorgegangen ist.

Aus den Visceralganglien entspringen, der Mittellinie genähert, die 2 Visceralnerven, welche Enddarm, Tintenbeutel, Kiemen, Herzen, Geschlechtsapparat, Niere und Theile des Gefässsystems innerviren und

durch eine nach Form und Lage wechselnde Commissur miteinander in Verbindung stehen.

Das sympathische Nervensystem besteht aus dem unter (hinter) dem Schlunde an der Mundmasse liegenden Buccalganglion, welches mit dem oberen Buccalganglion (Pharyngealganglion) durch ein Buccalconnectiv verbunden ist. Zwei am Schlunde nach oben verlaufende Nerven ziehen vom unteren Buccalganglion zu dem auf dem Magen gelegenen Ganglion gastricum, welches den grössten Theil des Darmes und die Verdauungsdrüse (Leber) innervirt.

Die physiologischen Leistungen der einzelnen Abschnitte des Dibranchiatennervensystems sind in letzter Zeit eingehend untersucht und analysirt worden; es kann jedoch hier nicht näher darauf eingetreten werden.

## XIV. Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden.

(Der nachfolgende Abschnitt ist der ersten Auflage des Lehrbuches unverändert entnommen worden. Was abzuändern oder beizufügen wünschenswerth erschien, wurde am Schlusse angehängt, siehe p. 247).

1.

Die Chiastoneurie, d. h. die Kreuzung der beiden Pleurovisceralconnective der Prosobranchier, lässt sich unter folgenden drei Voraussetzungen erklären:

1) Die Vorfahren der Prosobranchier waren symmetrische Thiere; ihre Mantelhöhle lag hinten am Eingeweidesack, somit natürlich auch der palliale Organcomplex, d. h. der Complex der in der Mantelhöhle liegenden Organe: Ctenidien (Kiemen), Osphradien (Geruchsorgane), Nephridialöffnungen, Genitalöffnungen und — im Centrum des Complexes in der Medianlinie — der After.

2) Die Visceralcommissur oder das Visceralganglion lag unter dem Darm.

3) Der Pallialcomplex wanderte allmählich von hinten nach vorn, und zwar der rechten Körperseite entlang (vergl. p. 206).

Als erklärt kann auch gelten die rechtsseitige Lage des Pallialcomplexes bei den Tectibranchiaten unter den Opisthobranchiaten. Bei diesen hat entweder der Pallialcomplex bei seiner Verschiebung nach vorn die vorderständige Lage noch nicht erreicht oder er ist von vorn wieder zurückverschoben. Die Visceralconnective sind in Folge dessen nicht gekreuzt.

Nicht erklärt bleibt:

1) diejenige Asymmetrie der Gastropoden, die durch das Verschwinden des einen Ctenidiums, des einen Osphradiums, der einen Nierenöffnung bedingt wird;

2) die Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale, speciell die Aufrollung in einer rechts- oder linksgewundenen Spirale;

3) die Beziehungen zwischen der Art der Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale einerseits und der speciellen Asymmetrie der asymmetrischen Organe (Ctenidien, Osphradien, Nephridien, After, Genitalorgaue) andererseits.

4) Die Ursache der Wanderung des Pallialcomplexes nach vorn bleibt unermittelt.

2.

Wir wollen zunächst die drei Voraussetzungen, unter denen der erwähnte Erklärungsversuch zutrifft, beleuchten.

Erste Voraussetzung. Dass die Vorfahren der Gastropoden symmetrische Thiere waren, darüber wird wohl eine Discussion unnöthig sein. Alle Mollusken, mit Ausnahme eben der Gastropoden, sind symmetrische Thiere, die Amphineuren, die Lamellibranchier, die Scaphopoden und die Cephalopoden.

Die Annahme, dass der Pallialcomplex hinten lag, ist ebenfalls wohl begründet. Bei allen symmetrischen Mollusken liegt der After als Centrum des Pallialcomplexes hinten, in der Mittellinie. Bei allen symmetrischen Mollusken liegen die Nephridial- und Genitalöffnungen hinten, symmetrisch zu beiden Seiten des Afters. Wo bei den symmetrischen Mollusken die Ctenidien und Osphradien sich erhalten haben, liegen sie symmetrisch auf der Hinterseite des Eingeweidesackes. So bei den Cephalopoden, so bei denjenigen Lamellibranchiern, die als die ursprünglichsten gelten müssen, nämlich bei den Protobranchiata (Nucula, Leda, Solemya), so selbst bei einigen Chitoniden und denjenigen Solenogastres, die noch Kiemenrudimente besitzen.

Entsprechend der hinterständigen Lage des Pallialcomplexes ist bei den symmetrischen Mollusken die Mantelfalte, welche die Basis des Eingeweidesackes rings umsäumt, hinten, wo sie den Pallialcomplex bedecken muss, am breitesten, d. h. hier vertieft sich die Mantelfurche zur eigentlichen Mantelhöhle.

Bezüglich der zweiten oben angeführten Voraussetzung besteht nach wie vor die unbeseitigte Schwierigkeit, dass bei den Amphineuren die Commissur zwischen den Pleurovisceralsträngen über dem Enddarm hinwegzieht. Dagegen ist hervorzuheben, dass bei allen anderen symmetrischen Mollusken das Visceralganglion, wie bei den Gastropoden, unter dem Darm liegt.

Die dritte Voraussetzung wollen wir in einem besonderen Paragraphen erörtern.

3.

Ursache der Verschiebung des Pallialcomplexes von hinten nach vorn: Wenn sich der Pallialcomplex in der rechtsseitigen Mantelfurche von hinten nach vorn verschoben hat, so hat die Chiastoneurie zu Stande kommen müssen; die ursprünglich linke Hälfte des Complexes hat zur jetzigen rechten — und umgekehrt — werden müssen. Das rechte Pleurovisceralconnectiv hat zum Supraintestinalconnectiv, das linke zum Subintestinalconnectiv, das ursprünglich rechte Parietalganglion zum Supraintestinalganglion, das ursprünglich linke zum Subintestinalganglion werden müssen. Warum aber hat die Verschiebung des Pallialcomplexes stattgefunden? Wir wollen versuchen, die Frage in befriedigender Weise zu lösen.

Wir haben uns die symmetrische Stammform der Gastropoden (mit hinterständiger Mantelhöhle und in dieser liegendem symmetrischen Pallialcomplex) als ein dorsoventral abgeplattetes Thier mit breiter Kriechsohle des Fusses, schnauzenförmigem Kopf mit Tentakeln und Augen und ziemlich flacher, napfförmiger, die Rückenseite des Körpers bedeckender

Schale vorgestellt. Das äussere Aussehen glich also einer Fissurella oder einer Patella oder einem Chiton, wenn man sich bei letzterem die gegliederte Schale durch eine einheitliche ersetzt denkt. Der Körper dieser Stammform war also nur vom Rücken her durch die Schale geschützt. Den Schutz der Unterseite besorgte die harte Unterlage, auf der die Thiere langsam kriechend sich bewegten und welcher sie ihre Rückenschale durch die Contraction eines kräftigen, auf dem horizontalen Querschnitt hufeisenförmigen Schalenmuskels fest andrücken konnten. Bei fest angedrückter Schale vermittelte ein vom hinteren Mantel- und Schalenrand ausgehender Mantel- und Schalenschlitz die Communication der Mantelhöhle mit der Aussenwelt (Aus- und Einströmen des Athemwassers, Entleerung der Excrete, Excremente, Geschlechtsproducte).

Fig. 228.

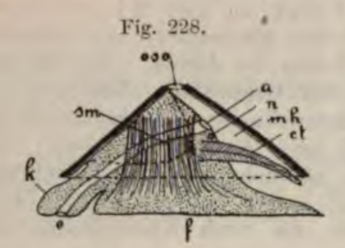



Fig. 229.

Fig. 228. **Hypothetisches Urgastropod,** von der Seite. *o* Mund, *k* Kopf, *sm* Schalenmuskel, *oso* obere Schalenöffnung, *a* Anus, *n* Nierenöffnung, *mh* Mantelhöhle, *ct* Ctenidium, *f* Fuss.

Fig. 229. **Hypothetisches Urgastropod,** von oben. *o* Mund, *ulc, ulpl, ulp* ursprünglich linkes Cerebral-, Pleural- und Pedalganglion, *ulpa, urpa* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Parietalganglion, *ula* ursprünglich linker Vorhof des Herzens, *uos, uros* ursprünglich linkes und ursprünglich rechtes Osphradium (SPENGEL's Organ), *ulct, urct* ursprünglich linkes und rechtes Ctenidium (Kieme), *mb* Mantelbasis, *mr* Mantelrand, *m* Mantelhöhle, *v* Visceralganglion, *ve* Herzkammer, *a* Anus, *uln, urn* ursprünglich linke und ursprünglich rechte Nephridialöffnung.

Im Gegensatz zu dieser Stammform zeichnen sich alle bekannten Gastropoden (wenn man von solchen absieht, deren Körpergestalt, wohl meistens in Zusammenhang mit der Rudimentation der Schale, sich nachweislich secundär abgeändert hat) dadurch aus, dass das die Eingeweide bedeckende Rückenintegument hoch bruchsackartig als Eingeweidesack ausgestülpt und dementsprechend die in ihrer Gestalt mit dem Eingeweidesack übereinstimmende Schale hoch thurmförmig ist. Jede abgewickelte Schneckenschale ist in der That hoch thurmförmig.

Wir haben als Grund der Entwickelung einer solchen Schale und des von ihr beherbergten Eingeweidesackes den vermehrten Schutz des Körpers bei entwickelterem Kriechvermögen erkannt. Der ganze Weichkörper kann jetzt in der Schale geborgen, in sie zurückgezogen werden, und zur Vermehrung des Schutzes bildet sich häufig noch zum Verschluss der Schalenöffnung bei zurückgezogenem Thier der Deckel am Fusse aus. Der Schalenmuskel der Stammform dient jetzt nicht mehr dazu, die Schale an die Unterlage anzupressen, sondern

dazu, Kopf und Fuss in die Schale zurückzuziehen. Er wird zum *Spindelmuskel* (Fig. 230 *sm*).

Zum Zwecke vermehrter Schärfe bei der nun folgenden Beweisführung wollen wir die für die Gastropodenschale in Betracht kommenden Momente gesondert behandeln.

Das erste und wichtigste ist die dorsalwärts gerichtete, hoch thurmförmige Verlängerung der Schale. Dadurch wird aus der *Napfschale* der Stammform eine hoch *kegelförmige*, ähnlich derjenigen von *Dentalium*.

Würde nun eine solche Schale von der Schnecke *senkrecht* getragen (Fig. 230), so würde sie sich beim ruhenden Thiere im labilen Gleichgewicht befinden, das bei der Bewegung und bei den geringsten äusseren Druckeinwirkungen gestört würde. Ausserdem wäre die Lage einer senkrecht getragenen, hoch thurmförmigen Schale bei der Fortbewegung aus unmittelbar einleuchtenden Gründen so ungeschickt und unbehülflich wie möglich.

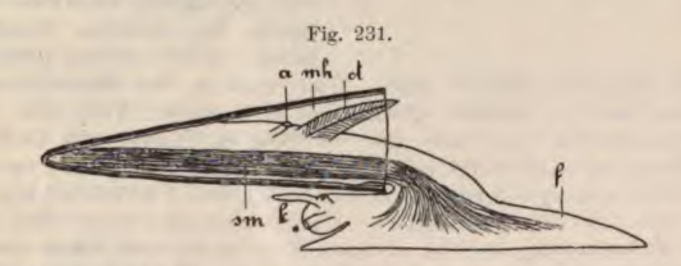
Fig. 230.

Nehmen wir nun an, die Schale wird *geneigt* getragen, und discutiren wir die verschiedenen Möglichkeiten:

1) *Die Schale wird nach vorn geneigt getragen* (Fig. 231). Diese Lage ist die *denkbar ungünstigste* für die Locomotion, für die Function des Mundes und für die der Sinnesorgane am Kopfe.

Diese Lage ist die *denkbar günstigste* für die Function der Organe des hinten, jetzt oben liegenden Pallialcomplexes. Denn diese Stelle ist diejenige des geringsten Druckes der Eingeweide und speciell des Spindelmuskels auf die Mantelhöhle. Der jetzt nach unten erfolgende Druck der Eingeweidemasse wäre im Gegentheil der *Erweiterung* der Mantelhöhle günstig.

Fig. 231.



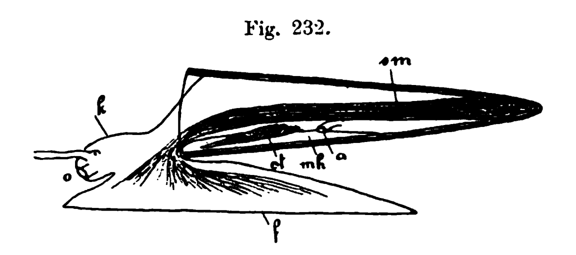

2) *Die Schale wird nach hinten geneigt getragen* (Fig. 232). Diese Lage ist die *denkbar günstigste* für die Locomotion und die Function der Organe des allseitig frei gewordenen Kopfes.

Sie ist die *denkbar ungünstigste* für die Function der Organe des hinten, jetzt aber *unter* dem Eingeweidesack liegenden Pallialcomplexes. Die Mantelhöhle hat den ganzen Druck der Eingeweidemasse

und besonders des Spindelmuskels auszuhalten; sie wird zusammengedrückt, die Circulation des Athemwassers in der Mantelhöhle wird gehindert oder doch erschwert, ebenso die Entleerung der Excrete, Excremente und Geschlechtsproducte.

3) Es bleibt die Möglichkeit, dass die Schale nach der rechten oder linken Seite geneigt getragen wird (Fig. 233). Dies ist sowohl für den Kopf und die Locomotion, wie für den Pallialcomplex weder die günstigste noch die ungünstigste Lage. Es ist eine denkbare Mittellage.

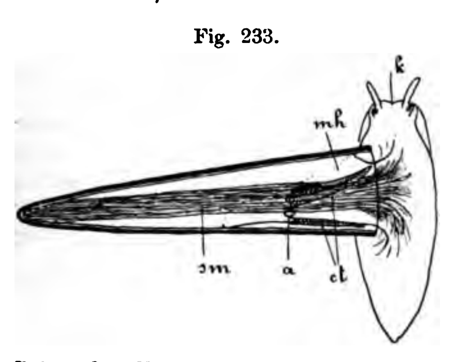
Fig. 232.




Bei Einnahme dieser Lage der Schale und des Eingeweidesackes ist zugleich ein todter Punkt überwunden. Es werden jetzt Verschiebungen möglich, durch welche die Schale die beste Lage für die Bewegung und für die Functionen der Kopforgane einnehmen und die Mantelhöhle die beste Lage für die Ausübung der Functionen des in ihr liegenden Pallialcomplexes gewinnen kann.

Nehmen wir an, die Schale wird nach der linken Seite geneigt getragen (Fig. 234), so ist der Druck, der auf der hinten liegenden Mantelhöhle lastet, in den verschiedenen Bezirken der Mantelhöhle ein ungleicher. Er ist am grössten an der linken Seite der Mantelhöhle und wird fortschreitend kleiner bis zur rechten Seite. Es wird auf die Mantelhöhle von links-vorn ein Druck ausgeübt, welcher den Pallialcomplex nach rechts — sit venia verbo — herausquetscht. Dabei ist noch besonders zu betonen, dass jetzt die Stelle des geringsten Druckes, ja die Stelle des grössten Zuges nach unten, auf der rechten, jetzt oberen Seite des Eingeweidesackes liegt. Hier wird es der Mantelfurche am leichtesten, sich zu vertiefen, geräumiger zu werden. Tritt dies ein, so bekommen jetzt die von links her verdrängten Organe des Pallialcomplexes Platz, um nach rechts und vorn auszuweichen. Dieses ist aber der erste Anfang einer Verschiebung des Pallialcomplexes in der rechtsseitigen Mantelfurche nach vorn. Bei der geringsten Verschiebung auf der rechten Seite nach vorn kann aber die Schale und der Eingeweidesack wieder um ein Weniges von der seitwärts nach links geneigten Lage in die nach hinten geneigte Lage übergehen, welche wir als die denkbar günstigste für die Locomotion und die Function der Kopforgane erkannt haben.

Fig. 233.




Lassen wir diesen Vorgang sich allmählich vollenden, so nimmt schliesslich die Schale und der Eingeweidesack in der That die denkbar günstigste, nach hinten gerichtete Lage ein und ebenso der allmählich in der rechten Mantelfurche nach vorn gerückte Pallialcomplex. Dieser

letztere liegt also jetzt vorn an der Oberseite des nach hinten geneigten Eingeweidesackes, also an der Stelle des geringsten Druckes nach oben oder besser des grössten Zuges nach unten, an der Stelle, wo sich die Mantelfurche am leichtesten zur Mantelhöhle vertiefen und erweitern kann, wo die Pallialorgane am leichtesten und ungehindertsten ihren Functionen obliegen können.

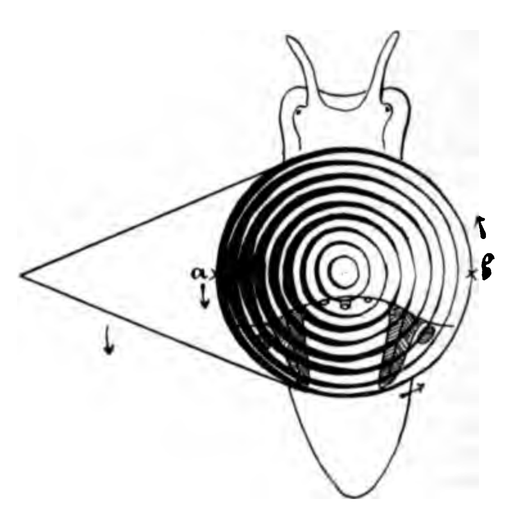


Fig. 234. **Schematische Darstellung der Druckverhältnisse des Eingeweidesackes für den Fall, dass derselbe mit der Schale nach links geneigt getragen würde.** Die Dicke der concentrisch verlaufenden Kreislinien soll die Stärke des Druckes andeuten. *a* Stelle des grössten Druckes, *b* Stelle des geringsten Druckes. Die Pfeile geben die Richtung der eintretenden Verschiebungen an. Man sieht, dass die linke Seite des Pallialcomplexes einem stärkeren Druck ausgesetzt wäre als die rechte.

Die charakteristische Lage der Schale und des Pallialcomplexes der Gastropoden ist jetzt erreicht. Zugleich hat sich die Chiastoneurie und die inverse Lage der Organe des Pallialcomplexes ausgebildet.

4.

Bildung eines in einer Ebene gekrümmten Eingeweidesackes und einer entsprechenden Schale. Dieses ist das zweite, zum Zwecke der Schärfe der Beweisführung gesondert zu betrachtende Moment.

Nimmt der Gastropodeneingeweidesack die allein geeignete geneigte Lage ein, so wird sich, sollen nicht Knickungen und Zerrungen eintreten, seine Kegelgestalt verändern. Die nunmehrige Oberseite wird gewölbt werden, die Unterseite eingekrümmt. Diese Gestalt kommt durch stärkeres Wachsthum des Integumentes des Eingeweidesackes und des Mantels an der Seite zu Stande, welche bei der schief geneigten Lage des Eingeweidesackes der stärksten Streckung oder Zerrung ausgesetzt ist. Der Eingeweidesack wird in einer Ebene gekrümmt. Dieser Krümmung folgt natürlich auch die Schale, die den Contouren des wachsenden Eingeweidesackes folgt. Sie könnte auch aus dem Grunde nicht kegelförmig bleiben, weil ein grosser Theil des Rückenintegumentes (Basis des Eingeweidesackes) entblösst und bei der Grössenzunahme der von der Schale unbedeckten Körpertheile der Fall eintreten würde, dass diese Körpertheile nicht mehr vollständig in die Schale zurückgezogen werden könnten.

5.

Wachsthum der Gastropodenschale. Bevor wir zur Discussion des dritten Momentes übergehen, müssen wir das Wachsthum

der Gastropodenschale betrachten. Dieses Wachsthum ist, von geometrischen Gesichtspunkten aus betrachtet, ein dreifaches, nämlich ein Höhenwachsthum, ein peripheres Wachsthum und ein radiäres oder Dickenwachsthum der Schalenwand. Das letztere fällt für uns ausser Betracht.

Das Höhenwachsthum der der Einfachheit halber kegelförmig gedachten Schale geschieht in der Richtung von der Basis (Mündung der Schale) nach der Spitze. Dieses Wachsthum erfolgt durch fortschreitende Ablagerung neuer Zuwachsstreifen an der Basis (am Mündungsrand) von Seiten des fortwachsenden Mantelrandes.

Das periphere Wachsthum bedingt die Vergrösserung der Peripherie der Basis, mit anderen Worten, die Vergrösserung der Mündung der Schale.

Ist die Intensität des Höhenwachsthums an allen Stellen der Peripherie der Basis des Hohlkegels gleich gross und gilt dasselbe für das periphere Wachsthum, so vergrössert sich der Hohlkegel, ohne seine Gestalt zu verändern.

Ist aber die Intensität des Höhenwachsthums an der Peripherie der Kegelbasis eine ungleiche, nimmt sie von einem Punkte der Peripherie der kreisrund gedachten Basis, als dem Minimalpunkte, bis zu dem diametral gegenüberliegenden Punkte der kreisrunden Peripherie der Kegelbasis als dem Maximalpunkte jederseits symmetrisch zu — wobei aber die Intensität des peripheren Wachsthums an der ganzen Peripherie dieselbe bleibt, d. h. wobei die Kegelbasis ihre kreisrunde Gestalt beibehält — so entsteht ein spiralig aufgerollter Hohlkegel.

Liegen bei dieser Art des Wachsthums die Maximal- und Minimalpunkte bei fortschreitendem Wachsthum immer in einer und derselben Ebene, so entsteht eine in dieser Ebene, als der Symmetrieebene, aufgerollte symmetrische Schale.

Verschiebt sich aber bei fortschreitendem Wachsthum der Maximalpunkt des Höhenwachsthums aus der unmittelbar vorher bestehenden Symmetrieebene heraus, z. B. nach links (wobei der Minimalpunkt sich nach der entgegengesetzten Richtung nach rechts verschiebt), so bilden die Maximalpunkte (und natürlich auch die Minimalpunkte) an der spiralig aufgerollten Schale nicht eine gerade, sondern eine spiralig gebogene Linie, und die Kegelschale wird dann nicht in einer Ebene symmetrisch, sondern in einer Schraubenfläche asymmetrisch aufgerollt. In dem supponirten Falle würde nach der Terminologie der Conchyliologen eine rechts gewundene Schale entstehen.

Thatsächlich erfolgt das Wachsthum der Gastropodenschale in dieser letzteren Weise.

6.

Das dritte Moment, das wir gesondert betrachten wollen, ist eben die Aufrollung der Gastropodenschale in einer rechts- oder linksgewundenen Schraubenfläche. Nimmt der in einer Ebene gedrehte Eingeweidesack und die Schale bei fortschreitendem Wachsthum von der nach links geneigten Lage fortschreitend eine nach hinten geneigte Lage ein, so ist das identisch mit einer fortschreitenden Verrückung des Maximalpunktes des Höhenwachsthums nach links und des Minimalpunktes nach rechts. Die nothwendige Folge davon ist die in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche aufgerollte Gastropodenschale.

Dabei ist in Erinnerung zu bringen:

1) dass das periphere Wachsthum constant gleich bleibt, d. h. dass bei gleich bleibendem Contour des wachsenden Mantelrandes auch die sich vergrössernde Schalenmündung die gleiche Form beibehält;

2) dass die Vergrösserung der Schale vom Mantelrande aus geschieht durch Bildung von Zuwachsstreifen, wobei die schon gebildete Schale als starres Gebilde ihre Form nicht mehr verändert;

3) dass sich der fortwachsende (Schalensubstanz absondernde) Mantelrand beim Wachsthum und beim allmählichen Uebergang von der nach links zu der nach hinten geneigten Lage der Schale selbst nicht dreht, sondern seine Lage mit Bezug auf den übrigen Körper beibehält, dass also nur die Maxima und Minima der Intensität des Höhenwachsthums sich am Mantelrand beim Wachsthum des Eingeweidesackes fortschreitend verschieben.

4) Nota bene, der stricte Beweis für die Entstehung einer rechtsgewundenen Schale ist bis jetzt nur für diejenige Zeit des ontogenetischen oder phylogenetischen Wachsthums der Schale geliefert, während welcher die Verlagerung der Schale nach hinten und die des Pallialcomplexes nach vorn erfolgt. Sind die für die Oekonomie des Thieres denkbar günstigsten Endstadien dieser Verlagerung, die vorderständige Lage der Mantelhöhle und die nach hinten gerichtete der Schale, erreicht, so tritt eine weitere Verlagerung, welche einer fortschreitenden Verschlechterung der Verhältnisse gleichkäme, nicht mehr ein. Es ist dann aber nicht ohne weiteres ersichtlich, weshalb bei aufhörender Ursache die Wirkung noch fortdauert, d. h. weshalb von dem gegebenen Zeitpunkte an der Eingeweidesack und die Schale fortfahren, in einer rechtsgewundenen Spirale und nicht symmetrisch zu wachsen. Die Erklärung dieser Punkte weiter unten.

7.

Wir haben bis jetzt im Interesse einer schärferen Beweisführung drei wichtige, bei der Bildung des Eingeweidesackes und der Schale der Gastropoden in Betracht kommende Momente gesondert betrachtet: 1) die Bildung einer hoch thurmförmigen Schale von kegelförmiger Gestalt, 2) die spiralige Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale, und 3) die specielle Art der Aufrollung in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche. In Wirklichkeit kamen alle drei Momente gleichzeitig zur Geltung, d. h. mit der fortschreitenden Hervorwölbung des Eingeweidebruchsackes ging Hand in Hand die Aufrollung in einer rechtsgewundenen Schraubenfläche als Folge der Drehung des sich nach links neigenden Eingeweidesackes in die nach hinten geneigte günstigste Lage, wobei der Pallialcomplex rechts nach vorn verschoben wurde.

8.

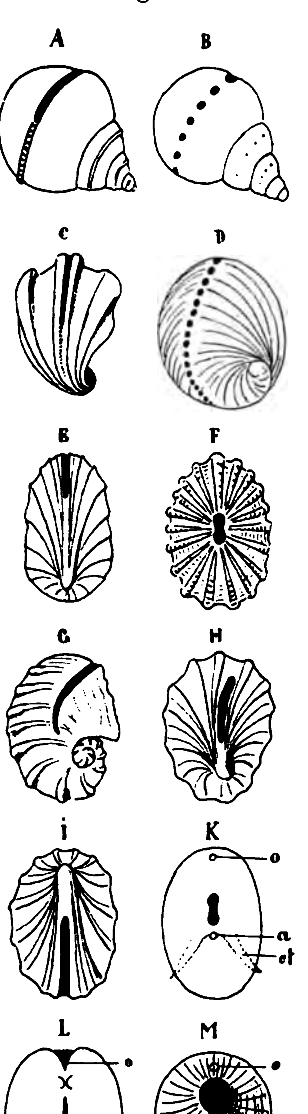
Auch die ontogenetischen Forschungsresultate lassen sich für die hier vorgetragene Theorie verwerthen. Vor allem ist die Thatsache hervorzuheben, dass der After (das Centrum des Pallialcomplexes) und die Mantelfalte anfänglich hinten liegen. Sie kommen ontogenetisch nach vorn zu liegen, nicht durch eine active Wanderung, sondern dadurch, dass die rechtsseitige Strecke zwischen Mund und After im Wachsthum zurückbleibt, während die linksseitige allein weiterwächst. Es liegt aber nicht die geringste Schwierigkeit vor, diese Art der ontogenetischen Erreichung des Endzieles mit der Art der phylogenetischen in Einklang zu bringen.

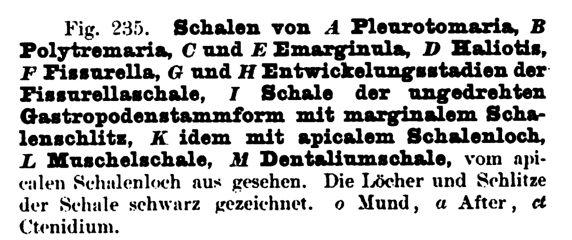
9.

Wir haben in unseren bisherigen Ausführungen die mechanisch-geometrische Betrachtungsweise in den Vordergrund gestellt. Sie deckt sich und muss sich decken mit der utilitarischen Betrachtungsweise. Jede Veränderung in der skizzirten Richtung bedeutete eine Verbesserung in der Organisation, einen Vortheil, und hatte Chancen, sich im Kampf ums Dasein zu erhalten. Die Ausbildung einer hoch thurmförmigen Schale, die wir als den Ausgangspunkt der Entwickelung der Asymmetrie der kriechenden Gastropoden erkannt haben, ermöglicht allein einen ergiebigen Schutz des gesammten Körpers und muss unter den bestimmten Verhältnissen als nützlich anerkannt werden, ganz abgesehen davon, dass die Gastropoden sich thatsächlich hierin von ursprünglichen Mollusken, als welche mit vielem Recht die Chitoniden gelten, unterscheiden.

10.

Es könnte ein scheinbar gewichtiger Einwand gegen unsere Ansicht vorgebracht werden. Wenn die Asymmetrie des Gastropodenkörpers in letzter Instanz von der Ausbildung einer hoch thurmförmigen Schale herrührt und wenn die specielle Asymmetrie im Nervensystem mit einer nach einer ganz bestimmten Richtung erfolgenden Aufrollung der Schale nothwendig zusammenhängt, wie verhält es sich dann mit Formen, wie z. B. Fissurella? Die Diotocardiergattung Fissurella gehört in der That zu den ursprünglichsten Gastropoden, weil sich die Symmetrie im Pallialcomplex noch vollständig erhalten hat. Aber Fissurella besitzt ein asymmetrisches Nervensystem, hat die typische Chiastoneurie der Prosobranchier und trotzdem — eine flache, napfförmige, symmetrische Schale. Es gesellen sich also hier ursprüngliche Charaktere der inneren Organisation zu scheinbar ursprünglichen Schalencharakteren. Letztere sind aber in der That nur scheinbar ursprüngliche, was sich systematisch und ontogenetisch nachweisen lässt. Nächste Verwandte von Fissurella, wie z. B. die uralte Gattung Pleurotomaria (Fig. 235 A), dann Polytremaria (Fig. 235 B) und





Fig. 235. **Schalen von *A* Pleurotomaria, *B* Polytremaria, *C* und *E* Emarginula, *D* Haliotis, *F* Fissurella, *G* und *H* Entwickelungsstadien der Fissurellaschale, *I* Schale der ungedrehten Gastropodenstammform mit marginalem Schalenschlitz, *K* idem mit apicalem Schalenloch, *L* Muschelschale, *M* Dentaliumschale,** vom apicalen Schalenloch aus gesehen. Die Löcher und Schlitze der Schale schwarz gezeichnet. *o* Mund, *a* After, *ct* Ctenidium.

Scissurella besitzen eine geräumige, spiralig aufgerollte, rechtsgewundene Schale. Die Schale wird flacher und die Aufrollung undeutlicher bei Haliotis (Fig. 235 D) und zum Theil auch bei Emarginula (Fig. 235 C), bis sie schliesslich bei Fissurella (Fig. 235 F) secundär wieder flach-napfförmig und symmetrisch wird. Ja, es durchläuft Fissurella ontogenetisch noch ein deutlich spiralig gewundenes Emarginulastadium (Fig. 235 G, H). Daraus schliessen wir mit aller in morphologischen Fragen erreichbaren Sicherheit, dass die äusserlich symmetrische Fissurella von Formen mit spiralig gewundener, hoher Schale abstammt. Ihre Rückkehr zu einer flachen, symmetrischen mag in ähnlicher Weise auf der Anpassung an bestimmte biologische Verhältnisse beruhen, wie bei den Patelliden, Capuliden etc.

11.

Unser Erklärungsversuch scheint uns noch auf manche weitere bis jetzt nicht berührte Probleme der Molluskenmorphologie neues Licht zu werfen, so namentlich auf die Asymmetrie des Pallialcomplexes der meisten Gastropoden. Viele Diotocardier, alle Monotocardier, alle Opisthobranchiata und alle Pulmonata zeigen eine auffällige Asymmetrie ihres Pallialcomplexes. Diese Asymmetrie besteht zumeist darin, dass eine Kieme, ein Osphradium und eine Nephridialöffnung fehlt. Auch in der inneren Organisation zeigen sich die Wiederklänge dieser Asymmetrie, so im Nervensystem, in dem Fehlen einer Niere und eines Herzvorhofes. Bei genauerem Zusehen stellt es sich heraus, dass die ursprünglich linke Hälfte des Pallialcomplexes fehlt (sie würde jetzt bei einem Prosobranchier in der Mantelhöhle rechts neben dem After liegen). Der After bildet also jetzt nicht mehr das Centrum der Pallialgruppe, sondern er liegt zu äusserst auf der einen Seite. Indem bei den Prosobranchiern z. B. die ursprünglich linke Hälfte (sie würde jetzt rechts liegen) des Pallialcomplexes verschwunden ist, rücken jetzt diejenigen Organe des Complexes (die ursprünglich rechten), die sich erhalten haben, von links her in die Lücke. In Folge dessen finden wir den After nicht mehr vorn in der Mittellinie, sondern vorn auf der rechten Seite, hart auf der äussersten Rechten der Mantelhöhle.

Warum aber ist bei den Monotocardiern, Opisthobranchiern und Pulmonaten die ursprünglich linke Hälfte des Pallialcomplexes verschwunden?

Zur Beantwortung dieser Frage kehren wir zu Paragraph 3 zurück, in welchem wir gesehen haben, dass, wenn die thurmförmige Schale die einzig mögliche seitwärts geneigte Lage einnimmt, dabei die Mantelhöhle mit ihrem Pallialcomplex unter ungleiche Druckverhältnisse kommt. Wird die Schale nach links geneigt getragen, so ist die Stelle des grössten Druckes in der hinterständigen Mantelhöhle links, und der Druck nimmt von dieser Stelle, nach rechts fortschreitend, ab. Diese verschiedenen Druckverhältnisse erhalten sich auch während der ganzen Zeit, während welcher die Schale sich nach hinten, der Mantelcomplex nach vorn verlagert. Anders ausgedrückt, d. h. für unsere Theorie verwerthet, heisst das: Schon beim ersten Anfang der Ausbildung der Gastropodenorganisation geriethen die ursprünglich linksseitigen Organe des Pallialcomplexes in ungünstige Verhältnisse. In der linksseitig eingeengten Mantelhöhle musste vornehmlich das Ctenidium kleiner, rudimentär werden, und es konnte ganz verschwinden.

Bei manchen Diotocardiern (den sogenannten Azygobranchie bei allen Monotocardiern und bei den Opisthobranchia ist in der That die ursprünglich linke (sie würde jetzt rechts lie Hälfte des Pallialcomplexes völlig verschwunden. Dass bei den Pu naten auch noch die einzige ursprünglich rechte Kieme verschwunden hat seinen Grund im Uebergang zur Lungenathmung. Um so interessa ist es, dass sich bei den Basommatophoren wenigstens noch ursprünglich rechte Osphradium erhalten hat.

Wenn aber die ursprünglich linke Kieme nicht ganz verschwur sondern nur kleiner geworden ist, so müssen wir erwarten, dass denjenigen Diotocardiern, die noch 2 Kiemen besitzen, die urspr lich linke (d. h. die nunmehrige rechte) die kleinere sei. Dies i wenigstens für die ursprünglicheren Formen mit noch gewundener Sc gelten.

Uns sind nun die betreffenden Verhältnisse nur bei Haliotis Fissurella bekannt. Bei Haliotis, dessen Schale noch gewu ist, ist in der That die rechte (ursprünglich linke) Kieme kleiner als linke. Bei Fissurella, Subemarginula aber, wo die Asymm im Mantelraum sich ausgeglichen hat, hat sich auch wieder der Grös unterschied in den Kiemen ausgeglichen.

12.

Wir kommen jetzt zu einem anderen unerledigten Punkte. Wes fährt die Schale auch dann noch fort, asymmetrisch zu wachsen, sic einer rechtsgewundenen Spirale aufzurollen, wenn die primäre causa ficiens, der Uebergang von der nach links geneigten Lage der Schal die nach hinten geneigte bei gleichzeitiger Wanderung des Pallial plexes und Verschiebung der Mantelhöhle nach vorn, aufgehört hat wirken, d. h. wenn die Schale ihre definitive nach hinten geneigte L der Pallialcomplex die vorderständige Lage eingenommen hat? Die klärung liegt eben in den so frühzeitig auftretenden asymmetris Raumverhältnissen der Mantelhöhle, die von Anfang an rechts (jetzt li geräumiger wurde als links, so dass die ursprünglich linksseitige H des Pallialcomplexes verkümmerte. Die Asymmetrie des Pallialcompl und der Mantelhöhle blieb auch nach der definitiven Ordnung der L verhältnisse der Schale und des Pallialcomplexes der Prosobranchier stehen, d. h. das asymmetrische Wachsthum und damit die fortdaue Aufrollung des Eingeweidesackes und der Schale in einer rechtsgew denen Spirale blieb bestehen.

Nur in Folge ganz besonderer Verhältnisse, die eine flache, n förmige Schale nützlich erscheinen lassen, konnte die Ausgleichung Asymmetrie des Pallialcomplexes und der Mantelhöhle resp. Mantel sich als nützlich erweisen, indem dann ein symmetrisches Wachsthum Schale und bei geringem Unterschied zwischen dem Maximum und M mum der Intensität des Höhenwachsthums eine wenig aufgerollte Sc bei starkem peripheren Wachsthum, bei geringem Höhenwachsthum flach-napfförmige Schale entstehen konnte (Haliotis, Emarginu Fissurella, Patella etc.).

13.

Die Chiastoneurie kommt nur dann zu Stande, wenn die sprünglich rechte Hälfte des Pallialcomplexes vorn die Mediane i links hinüber überschreitet.

Diese Ueberschreitung der Symmetrieschwelle hat bei den Prosobranchiern wirklich stattgefunden. Bei ihnen liegt die ursprünglich rechte Kieme weit links in der Mantelhöhle. Dabei hat sich bei den Azygobranchiern und Monotocardiern der Enddarm mit dem After aus der Mediane heraus in die engere, kiemenlose, aber für die Aufnahme des Enddarmes genügend weite, nunmehrige rechte (ursprünglich linke) Hälfte der Mantelhöhle verlagert. Die Prosobranchier sind Streptoneuren.

Bei den in Betracht kommenden Opisthobranchiern (den Tectibranchiata) finden wir den Pallialcomplex auf der rechten Körperseite. Nirgends hat er vorn die Mediane überschritten. Die Opisthobranchier sind dementsprechend keine Chiastoneuren, ihre Visceralconnective kreuzen sich nicht.

Bei den Pulmonaten ist zwar der Pallialcomplex weit nach vorn gerückt, aber er hat die Mediane mit keinem Organ überschritten, welches, das Parietalganglion und das rechte Visceralconnectiv mit sich ziehend, eine Chiastoneurie hätte hervorbringen können. Denn auch diejenige Kieme, die sich sonst allein erhält, die linke (ursprünglich rechte), ist bei den Pulmonaten (offenbar frühzeitig) verschwunden. Das Osphradium, welches sich bei Wasser-Pulmonaten erhält, ist das ursprünglich rechte und liegt thatsächlich noch rechts. Dabei ist es für die Auffassung der Verhältnisse des Nervensystems ziemlich gleichgültig, ob man annimmt, dass der Enddarm secundär wieder aus der Mediane nach rechts zurückgeschoben und das Osphradium in die Nähe des Athemloches gerückt sei, oder ob man annimmt, dass der Enddarm die Mediane überhaupt nie erreicht, das Osphradium die Mediane überhaupt nie überschritten habe.

Die Pulmonaten sind Euthyneuren.

14.

Wir haben oben in Paragraph 3 gesehen, dass bei der starken Entwickelung eines Eingeweidesackes und ursprünglich hinterständigem Pallialcomplex die nach vorn geneigte oder nach vorn eingerollte Schale unmöglich ist bei einem kriechenden Thiere, einem Gastropoden. Diese Unmöglichkeit besteht aber nicht bei einer anderen als der kriechenden Lebensweise. Wenn z. B. bei schwimmender Lebensweise die theilweise mit Gas erfüllte Schale zugleich als hydrostatischer Apparat dient, so ist nicht einzusehen, weshalb bei stark entwickeltem Eingeweidesack derselbe mitsammt der Schale nicht nach vorn eingerollt sein könnte, wobei zugleich die ursprüngliche Lage des Pallialcomplexes, die hinterständige, als die für diesen Fall günstigste, beibehalten werden konnte. Beispiel: Nautilus und alle Nautiliden und Ammonitiden mit ihrer „exogastrisch“ d. h. nach vorn eingerollten Schale und ihrem hinterständigen Pallialcomplex (Fig. 236).

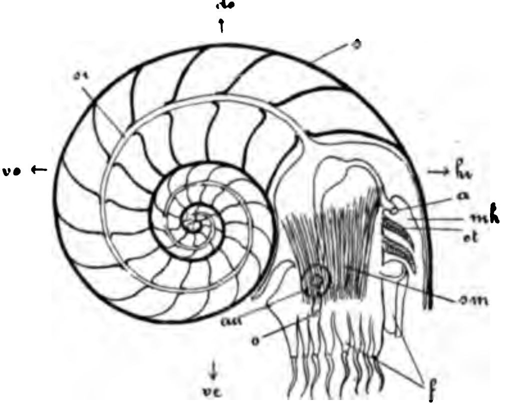



Fig. 236. **Nautilus**, schematisch. *do* Dorsal, *ve* ventral, *vo* vorn, *hi* hinten. Die Erklärung der übrigen Bezeichnungen siehe p. 45.

Eine Ausnahmestellung scheint unter allen Mollusken einzig und allein Spirula einzunehmen, aber es ist zu bedenken, erstens, dass die Schale von Spirula eine innere rudimentäre ist, und dass ihre nach rückwärts gerichtete Aufrollung die hinterständige Mantelhöhle durchaus nicht beeinträchtigt; zweitens, dass nur die moderne Gattung Spirula eine endogastrisch gewundene Schale besitzt. Die miocäne Gattung Spirulirostra hat einen in endogastrischer Richtung gekrümmten, aber nicht aufgerollten Phragmocon, und die älteren Belemniten besitzen überhaupt keine gekrümmte oder eingerollte Schale. Ausserdem kommt die Schale der ganzen Abtheilung als eine innere und mit Bezug auf den ursprünglichen Zweck, das Thier zu schützen und zu bergen, rudimentäre überhaupt für uns gar nicht in Betracht.

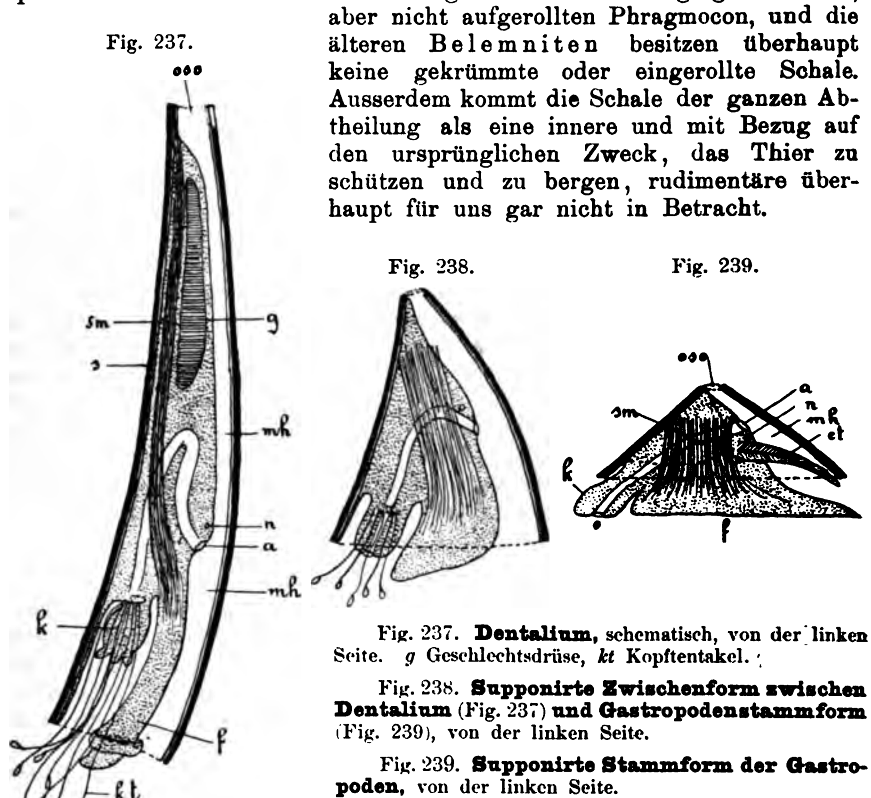



Fig. 237. **Dentalium**, schematisch, von der linken Seite. *g* Geschlechtsdrüse, *kt* Kopftentakel.

Fig. 238. **Supponirte Zwischenform zwischen Dentalium** (Fig. 237) **und Gastropodenstammform** (Fig. 239), von der linken Seite.

Fig. 239. **Supponirte Stammform der Gastropoden**, von der linken Seite.

15.

Wenn eine Schnecke eine Lebensweise führt, wie eine im Schlamme lebende Muschel, so ist nicht einzusehen, weshalb sich die Schale nicht einfach thurmförmig verlängern und weshalb der Mantelcomplex und die Mantelhöhle nicht hinten verbleiben sollte. Dentalium (Fig. 237) ist deutlich in dieser Lage, ist das an die Lebensweise im Schlamme angepasste symmetrische Urgastropod mit thurmförmiger Schale und hinterständigem Pallialcomplex. Die am oberen, aus dem Schlamme hervorragenden Schalenende liegende, morphologisch äusserst wichtige Schalenöffnung entspricht physiologisch den Siphonen der Schlammmuscheln.

Auch von unserem Gesichtspunkte aus erscheint der Vergleich von Dentalium mit einer Fissurella, deren Pallialcomplex zurückgedreht und deren Schale hoch thurmförmig verlängert wäre, in jeder Beziehung durchaus zutreffend. Eine solche zurückgedrehte Fissurella würde aber fast genau der supponirten symmetrischen Gastropodenstammform

entsprechen, bei der wir aber annehmen müssen, dass ein Mantel- und Schalenschlitz bis zum Mantel- und Schalenrande reichte.

Die in neuerer Zeit genauer bekannt gewordene Anatomie der Protobranchiaten, vornehmlich die hinterständige Lage der zwei Kiemen, die Kriechsohle am Fuss, das Vorhandensein der Pleuralganglien, erlaubt auch eine Zurückführung der Lamellibranchier auf die Gastropodenstammform, wobei der Schlitzrand des Mantels dem hinteren oder Siphonalrand des Mantels der Lamellibranchier entspricht. Die betreffenden, in ähnlichen physiologischen Verhältnissen befindlichen Mantelränder der Fissurelliden, Haliotiden, Lamellibranchier weisen häufig in übereinstimmender Weise Tentakel, Papillen etc. auf.

Dentalium, als ein nicht frei kriechendes, sondern limicoles Thier, passt auch insofern in unsere Theorie, als die freilich nur schwach gekrümmte Schale nach vorn gekrümmt ist und der Spindelmuskel an der Vorderseite des Eingeweidesackes liegt.

16 [1]).

Rechts- und linksgewundene Schnecken. Die meisten Gastropoden besitzen einen rechtsgewundenen Eingeweidesack und entsprechende Schale. Diese Windungsrichtung wurde bestimmt dadurch, dass der Eingeweidesack und die Schale sich ursprünglich auf die linke Seite und dann immer mehr nach hinten neigte, wobei der Pallialcomplex sich auf der rechten Seite in der Mantelfurche nach vorn verschob. Weshalb die linke Seite die bevorzugte war, lässt sich natürlich nicht sagen. Ebensogut konnte sich die Schale zuerst auf die rechte Seite und von da aus successive nach hinten neigen, wobei dann der Pallialcomplex sich auf der linken Seite des Eingeweidesackes in der Mantelfurche nach vorn verschob. Die Asymmetrie hätte dann gerade die entgegengesetzte werden müssen. Um einen concreten Fall herauszugreifen, hätte bei einem Monotocardier mit linksgewundenem Eingeweidesack und entsprechend gewundener Schale das ursprünglich linke Parietalganglion zum nunmehr auf der rechten Seite gelegenen Supraintestinalganglion werden müssen. Es wäre die ursprünglich rechte Hälfte des Pallialcomplexes verschwunden, und die sich erhaltende linke würden wir jetzt auf der rechten Seite des links gelegenen Afters oder Enddarmes antreffen.

Es giebt nun bekanntlich in der That linksgewundene Gastropoden. Viele derselben haben die dieser Windungsrichtung entsprechende inverse Lage der asymmetrischen Organe, so unter den Prosobranchiern Neptunea contraria, Triforis und gelegentlich auftretende linksgewundene Exemplare von Buccinum; unter den Pulmonaten Physa, Clausilia, Helicter, Amphidromus und gelegentlich auftretende linksgewundene Individuen von Helix- oder Limnaea-Arten. Bei Bulimus perversus, wo die Individuen indifferent rechts- oder linksgewunden sind, wechselt mit der Richtung der Schalenmündung auch die specielle Asymmetrie der asymmetrischen Organe.

17.

Falsch rechtsgewundene und falsch linksgewundene Gastropoden. Wir wissen nun aber, dass es rechtsgewundene

1) Eine ausführliche Zusammenstellung der Thatsachen, die sich auf die in diesem, sowie in dem folgenden Paragraphen besprochenen Punkte beziehen, findet sich bei FISCHER et BOUVIER, 1892 a (siehe Litteraturverzeichniss am Schlusse dieses Abschnittes).

Schnecken giebt, welche die Organisation linksgewundener besitzen. Hierher gehören unter den Prosobranchiern die linksgewundene Untergattung Lanistes des Genus Ampullaria, unter den Pulmonaten Choanomphalus Maacki und Pompholyx solida, unter den Opisthobranchiern diejenigen Pteropoden, welche, sei es im erwachsenen Zustande (Limacinidae), sei es im Larvenzustande (Cymbuliidae), eine gewundene Schale besitzen. Diese Thatsache lässt sich mit unserem Erklärungsversuch der Asymmetrie der Gastropoden absolut nicht vereinigen, denn dieser weist einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Richtung der spiraligen Aufrollung der Schale und des Eingeweidesackes einerseits und der speciellen Asymmetrie der asymmetrischen Organe andererseits nach. Nun wurden die eben erwähnten Ausnahmen in folgender durchaus plausiblen Weise erklärt. Die Spira einer rechtsgewundenen Schale z. B. kann sich immer mehr abflachen, so dass eine in einer Ebene — oder annähernd — aufgerollte Schale zu Stande kommt. Dann kann die Spira an der gegenüberliegenden Seite, wo ursprünglich der Nabel lag, wieder hervorbrechen, so dass jetzt an der Nabelseite eine falsche Spira, an der Spiraseite ein falscher Nabel zu Stande kommt.

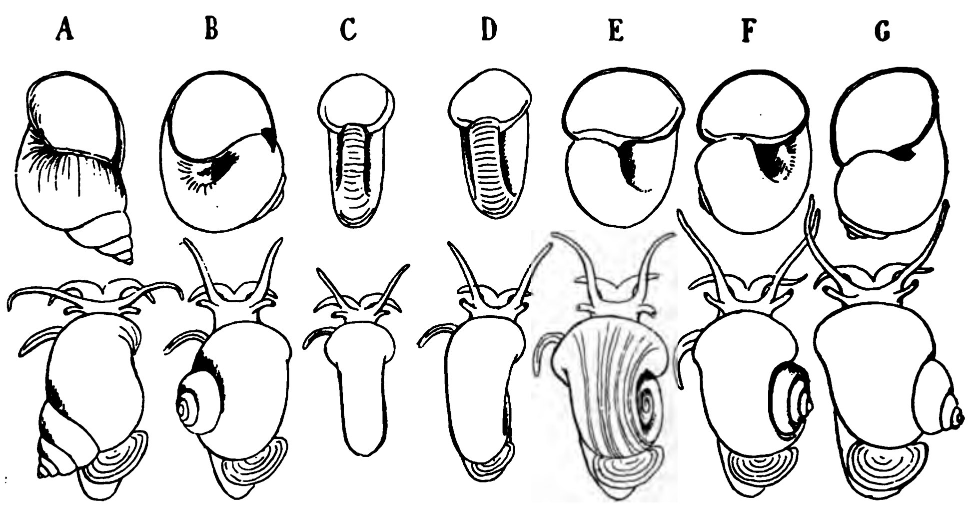



Fig. 240. **7 Formen von Ampullaria-Schalen** (in verschiedenem Maasse verkleinert), in der oberen Reihe von der Schalenmündung aus gesehen, in der unteren Reihe von der Rückenseite gezeichnet. Kopf, Fuss und Operculum sind willkürlich eingezeichnet, nur zu dem Zwecke, die rechts- und linksgewundenen Formen leichter vergleichen zu können.

Diese Uebergänge von einer rechtsgewundenen Schale zu einer falsch linksgewundenen, genetisch aber rechtsgewundenen, haben wir an der Hand von 7 Arten der Gattung Ampullaria bildlich dargestellt (Fig. 240). Ampullaria Swainsoni Ph.? (G) und A. Geveana Sam. (F) sind rechtsgewunden mit deutlich vorragender Spira. Ampullaria crocostoma Ph. (E) besitzt eine flache Spira, A. (Ceratodes) rotula Mss. (D) und A. (Ceratodes) chiquitensis d'Orb. (C) besitzen schon eine durchgedrückte oder vertiefte Spira, aber trotzdem noch einen ächten Nabel auf der Nabelseite. Bei A. (Lanistes) Bolteniana Chemn. (B) und noch mehr bei A. purpurea Jon. (A) tritt die durchgedrückte

Spira auf der Nabelseite als falsche Spira frei vor, und an der Spiraseite findet sich jetzt ein falscher Nabel.

So plausibel diese Erklärung auch sein mochte, der wirkliche Beweis, dass sie richtig ist, ist erst durch Feststellung folgender Thatsachen geliefert. Wo ein spiraliges Operculum vorkommt, ist die Richtung der Spirale an diesem der Spiralrichtung der Schale entgegengesetzt (Fig. 241 A, B und C), und der Spiralenanfang ist immer der Nabelseite der Schale zugekehrt. Lanistes hat nun zwar kein spiralig gewundenes Operculum, aber die Pteropoden besitzen ein solches. Nun ist das Operculum bei den Pteropoden, die bei linksgewundener Schale die Organisation rechtsgewundener Gastropoden haben, genau so wie bei einer rechtsgewundenen Schale. Das (immer von der freien Seite betrachtete) Operculum ist in der That bei Peraclis, bei den Larven der Cymbuliidae und bei Limacina retroversa FLEMMING linksgewunden, und die Anfangsstelle seiner Windung ist der (falschen) Spira zugekehrt, welche bei diesen falsch linksgewundenen Gastropoden an der Stelle des ursprünglichen Nabels liegt.

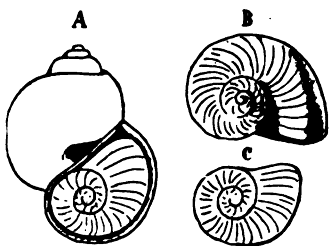



Fig. 241. **Choristes elegans Corp.** *A* mit Operculum in situ (nach VERRILL), *B* Schale von der Spiraseite, *C* Deckel von der Aussenseite.

So sehen wir die scheinbaren Ausnahmen in willkommenster Weise die Regel bestätigen. (1. Aufl.)

---

Seit der Publication des oben ausgeführten Erklärungsversuches der Asymmetrie der Gastropoden ist das Problem von verschiedenen Seiten wiederum in Angriff genommen und zum Theil in ganz anderer Weise zu lösen versucht worden. Es ist wohl nicht Sache eines Lehrbuches, solche im Grunde rein theoretische Erwägungen in kritischer Weise zu besprechen; auch wäre es nicht möglich, dies in knapper und kurzer Form auszuführen, sofern man gerecht verfahren wollte, da einige der neueren Erklärungsversuche entschieden unter einer gedrängten Darstellung leiden und zum Theil unverständlich bleiben würden.

Wir sehen aus dem Grunde auch von einer rein sachlichen, kritiklosen Uebersicht dieser Theorien ab, zugleich in der Meinung, dass demjenigen, der sich für das Problem interessirt, durch einen solchen Ueberblick das Studium der Originalarbeiten doch nicht erspart bliebe. Dafür ist am Schlusse dieses Abschnittes ein umfassendes Verzeichniss der einschlägigen Litteratur in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt worden. Der Leser findet in einigen der citirten Arbeiten zusammenfassende Uebersichten der bis dahin veröffentlichten Versuche einer Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden; es sei in dieser Beziehung speciell auf SIMROTH [BRONN] (1896), BOUTAN (1899) und GROBBEN (1899) verwiesen.

Im Uebrigen beschränken wir uns auf folgende kurze Bemerkungen:

Die Einwände, die bis anhin gegen die oben vertretene Ansicht über die Ursache und die Art und Weise der Entstehung der Asymmetrie der Gastropoden gemacht worden sind, scheinen nicht von der Art zu sein, dass sie nöthigen würden, diese Ansicht aufzugeben oder auch nur wesentlich zu modificiren; ebensowenig haben sich seither die Kenntnisse

und Anschauungen über den Stamm der Weichthiere in der Weise verändert, dass in Folge dessen die Theorie unhaltbar geworden wäre. Andererseits scheinen auch — es will dies natürlich als individuelle Ansicht aufgenommen sein — die neueren und von der obigen mehr oder weniger stark abweichenden Erklärungsweisen des Problems das letztere weder in einfacherer noch in mehr befriedigender Form zu lösen.

Seit dem Erscheinen der ersten Auflage des Lehrbuches ist mehreres bekannt geworden, das Schwierigkeiten beseitigt, die sich der hier ausgeführten Theorie noch entgegenstellten. Einmal ist der sichere Nachweis erbracht worden, dass alle bis dahin bekannten Prosobranchier ein chiastoneures Nervensystem besitzen. (Für die Neritaceen war dies früher mit Sicherheit nicht nachgewiesen worden. Bei Pleurotomaria, deren Nervensystem nicht bekannt war, ist die Chiastoneurie kürzlich aufgefunden worden.) Ferner ist eine befriedigende Erklärung gegeben worden für die Fälle von Heterostrophie der Schale (siehe Näheres unter Schale), in welchen Fällen der Nucleus, d. h. der älteste Theil des Gehäuses, eine andere Windungsrichtung zeigt als die übrigen jüngeren Theile der Schale. Ein solches Verhalten scheint darauf hinzuweisen, dass bei der jungen Schnecke die Schale und der Eingeweidesack in einer Richtung spiralig aufgerollt werden, die der späteren Windungsrichtung entgegengesetzt ist, was sich natürlich mit der gegebenen Erklärung der Asymmetrie nicht vereinigen liesse, gleichwie ihr jene falsch rechts- oder linksgewundenen Schnecken, die in § 17 besprochen werden, ein Hinderniss zu bereiten scheinen. Gehäuse, die falsch rechts- oder linksgewunden sind, nennt man auch hyperstrophe, und es sei mit Bezug auf den Zusammenhang der Windungsrichtung der Schale und der speciellen Asymmetrie der Organe, sowie mit Bezug auf die Fälle von Hyperstrophie und Heterostrophie namentlich auf die unten angeführte Abhandlung von FISCHER und BOUVIER (1892a), mit Bezug auf die Erklärung der Heterostrophie auf diejenige von PLATE (1895) verwiesen.

Was die Euthyneuren (Opisthobranchier und Pulmonaten) anbetrifft, so wurde die Frage offen gelassen, ob bei diesen der Pallialcomplex einmal wie bei den Prosobranchiern oder Chiastoneuren vorn die Mittellinie überschritten habe und dann wieder zurückgedreht worden sei, oder ob der Complex hier bei der Drehung auf der rechten, resp. linken Körperseite stehen geblieben sei und die Mediane vorn nie erreicht habe (vergl. § 1).

Die neueren Untersuchungen, speciell die Auffindung chiastoneurer Opisthobranchier und Pulmonaten, sprechen, wie dies schon an mehreren Orten in dieser zweiten Auflage des Lehrbuches hervorgehoben wurde, für die erste Auffassung, d. h. die Euthyneuren sind von den Chiastoneuren abzuleiten, ihr Pallialcomplex wurde aus einer Lage, wie er sie bei den Diotocardiern einnimmt, wieder zurückgedreht[1]).

---

1) Dieser Detorsionsprocess bei den Euthyneuren (allerneuestens wieder von einer Seite bestritten) besteht übrigens nicht bloss in einer einfachen Rückverschiebung des Pallialcomplexes längs der rechten, resp. linken Körperseite, vielmehr kommen in vielen Fällen dabei noch anderweitige Verlagerungen verschiedener Organe in Betracht, Verlagerungen, die im Zusammenhange stehen mit fortschreitender Rudimentation der Schale und Verstreichen des gewundenen Eingeweidesackes. Für die eigentliche Ursache dieser Rückdrehung mangelt noch eine vollkommen befriedigende Erklärung.

Es ändert dies an der gegebenen Erklärung der Asymmetrie gar nichts; einzig dürfen diese Formen nicht mehr als Beispiele angeführt werden, bei denen der Verschiebungsprocess des Pallialcomplexes von hinten nach vorn nur halbwegs durchgeführt wurde, und bei denen trotzdem schon die ursprünglich linke Hälfte des Complexes verloren ging.

Dieser letzte Punkt fällt natürlich sehr in Betracht für jenen Theil der Erklärung, der in § 11 gegeben ist und der von der speciellen Asymmetrie des Pallialcomplexes der meisten Gastropoden handelt.

Es wurde dort angenommen, dass in Folge des auf ihr lastenden Druckes der Schale die ursprünglich linke Hälfte des Pallialcomplexes von Anfang an in ungünstige Verhältnisse gerieth und dass deshalb vornehmlich das ursprünglich linke Ctenidium kleiner werden musste oder vielleicht ganz verschwand. Die Annahme eines Detorsionsprocesses für die Euthyneuren vorausgesetzt, liefern diese natürlich kein Beispiel mehr für das Verschwinden der linken Hälfte des Pallialcomplexes, bevor der letztere ganz nach vorn verschoben wurde. Die Euthyneuren sind jetzt in dieser Hinsicht unter dem gleichen Gesichtspunkte zu betrachten wie die Azygobranchier und die Monotocardier.

Was diese einkiemigen Gastropoden betrifft, sind wir daher vor die Alternative gestellt, entweder anzunehmen, dass bei ihnen die Rückbildung der linken Hälfte des pallialen Complexes schon vor der vollständigen Drehung des Complexes nach vorn begonnen und zum Theil durchgeführt wurde, oder aber anzunehmen, dass diese Rückbildung erst nach diesem Stadium der vollständigen Drehung erfolgt sei, d. h. dass diese Formen ein Stadium durchlaufen haben, auf dem sie in der vorderständigen Mantelhöhle unter anderem noch zwei vollkommen gleich grosse Kiemen besassen.

Oben (§ 11 und 12) wurde der Entscheid zu Gunsten der ersteren Annahme gefällt, und mit deren Hülfe fand auch die Frage ihre Erledigung, weshalb die Schale auch dann noch fortfährt, asymmetrisch zu wachsen, wenn die primäre causa efficiens zu wirken aufgehört hat (siehe § 12).

Alle die Fragen, welche die specielle Asymmetrie des pallialen Complexes berühren, sind, wie es scheint, heute nicht leichter zu beantworten als früher. Es soll nicht verhehlt werden, dass namentlich eine Schwierigkeit der hier acceptirten Anschauung, wonach der palliale Complex in seiner ursprünglich linken Hälfte schon während der Torsion Rückbildung erlitt, sich entgegenstellt: das ist das Verhalten von Pleurotomaria, jener ältesten aller Prosobranchier. Bei Pleurotomaria, deren Anatomie leider immer noch ungenügend bekannt ist, sollen neueren Angaben zufolge zwei symmetrische und gleich grosse Ctenidien vorkommen; Pleurotomaria ist aber eine Form mit spiralig gewundener Schale, so dass für sie die Annahme einer secundären Ausgleichung der bereits vorhandenen Asymmetrie, wie dies für Haliotis, Fissurella etc. angenommen wurde (§ 12), wenigstens nicht mit derselben Begründung (Ausbildung einer flachen, napfförmigen Schale) erfolgen kann. Sollte sich weiterhin bestätigen, dass in der That bei Pleurotomaria zwei gleich grosse symmetrische Kiemen vorkommen, und sollte kein Grund gefunden werden, der dies Verhalten als ein secundäres, von einem asymmetrischen Stadium abzuleitendes plausibel machen würde, so müsste man wohl auf die Annahme verzichten, dass die Asymmetrie des pallialen Complexes schon vor der Verschiebung des Complexes nach vorn sich

auszubilden begonnen habe; es sei denn, man nehme eine von anderer Seite gegebene Erklärung an, die dahin geht, dass bei den Pleurotomarien die Drehung des Pallialcomplexes nach vorn sich sehr rasch vollzog, so dass gewissermaassen keine Zeit zur Rückbildung der linken Hälfte des Complexes blieb, während bei den anderen Gastropoden, zum mindesten den Stammformen der einkiemigen, diese Drehung viel langsamer vor sich ging und deshalb die Ausbildung der Asymmetrie der Pallialorgane frühzeitig erlaubte.

Wäre es nun auch in der That nicht mehr möglich, die „frühzeitig auftretenden asymmetrischen Raumverhältnisse der Mantelhöhle" zur Erklärung des in § 12 berührten Punktes herbeizuziehen, zur Beantwortung der Frage nämlich, weshalb die Schale fortfährt, sich spiralig aufzurollen, wenn die Mantelhöhle bereits ganz nach vorn verschoben wurde, so wäre damit die oben versuchte Erklärung der Asymmetrie in den übrigen und wichtigsten Punkten keineswegs erschüttert, da diese letzteren jenen speciellen, die Asymmetrie der Pallialorgane berührenden Theil der Erklärung nicht als unumgänglich nothwendige Folge aus sich hervorgehen lassen. Für diesen Theil müsste dann freilich nach einer anderen Begründung umgesehen werden.

Ein Theil der neueren Versuche zur Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden geht von einer ganz anderen Stammform aus, als sie oben in § 3 angenommen wurde und die wir uns als ein Chiton- oder Fissurella-ähnliches Thier mit breiter Kriechsohle und napfförmiger Schale vorgestellt haben (P r o r h i p i d o g l o s s u m). Ihre Stammform ist larvenähnlich und freischwimmend. Die Ausbildung des Kriechfusses wird gerade als sehr wichtiges oder als Hauptmoment zur Erklärung der Verlagerung des Pallialcomplexes herangezogen. Ein solcher Standpunkt ist von dem hier vertretenen natürlich principiell verschieden. Auf eine Discussion der beiden Ansichten kann aus den bereits angegebenen Gründen nicht eingetreten werden. Folgendes sei immerhin hervorgehoben:

Als gewichtiger Einwand gegen den oben durchgeführten Erklärungsversuch wird vorgebracht, dass die Vorgänge, welche bei der Ontogenese mancher Gastropoden die Verschiebung des Pallialcomplexes, die Ausbildung der gewundenen Schale und des entsprechenden Eingeweidesackes, schliesslich die eigentliche Asymmetrie des Körpers herbeiführen, sich nicht decken mit jenen, die nach diesem Erklärungsversuch in der phylogenetischen Entwickelung zur Erreichung genannter Resultate sich abspielten, insofern namentlich nicht dieselbe wirkende Ursache sich geltend machen soll. Dem gegenüber darf wohl hervorgehoben werden, dass, unter der Voraussetzung einer Chiton- oder Fissurella-ähnlichen Stammform natürlich, diese in der individuellen Entwickelung sich abspielenden Vorgänge im Einzelnen gar nicht dieselben sein k ö n n e n, wie sie für die Phylogenese angenommen wurden, weil in beiden Fällen der Ausgangspunkt ein ganz anderer ist: dort die Larve, an die freischwimmende Lebensweise angepasst, der Fuss als Locomotionsorgan ganz zurücktretend, hier die Stammform, bereits mit einem wohlentwickelten, zum Kriechen bestimmten Fusse ausgestattet. Die Entwickelungsgeschichte der Gastropoden und besonders der in erster Linie in Betracht fallenden ursprünglicheren Formen ist übrigens noch nicht in der Weise durchforscht, dass man das Bekannte jetzt schon in so eingehender und einer vergleichend-anatomischen Betrachtung gegenüber prädominirender Weise zur Erklärung phylogenetischer Vorgänge ver-

wenden könnte. Wenn z. B. bei Acmaea, jener Patella verwandten Form, bei der die Schale des erwachsenen Thieres auch secundär wieder eine symmetrische, nicht spiralig aufgerollte, napfförmige Gestalt angenommen hat, diese Schale in der individuellen Entwickelung niemals ein spiralig gewundenes Stadium durchläuft, so bleibt die erwähnte, das Gegentheil zeigende Entwickelung der Fissurellaschale als hochbedeutsames Moment ungeschwächt. Ferner sei darauf hingewiesen, dass gerade die erste Entstehung der Asymmetrie bei der Gastropodenlarve in keiner Weise genau abgeklärt ist. (Siehe z. B. Conklin, Embryologie von Crepidula, dann das im Abschnitt Ontogenie erwähnte Factum des Verhaltens der Furchungsspiralen bei links- und rechtsgewundenen Schnecken.) (K. H.)

## Litteratur zum Abschnitt: Asymmetrie der Gastropoden.

*1880.* **Spengel, J. W.**, *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35.*

*1887.* **Bütschli, O.**, *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, speciell der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrb., Bd. 12.*

*1889.* **Simroth, H.**, *Ueber einige Tagesfragen der Malacozoologie, hauptsächlich Convergenzerscheinungen betreffend. Zeitschr. f. Naturw. Halle. Bd. 62.*

*1890.* **Pfeffer, G.**, *Die Windungsverhältnisse der Schale von Planorbis. Jahrb. d. Hamburg. wiss. Anstalten, Jahrg. 7.*

*1891.* **Jhering, H. v.**, *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. scient. France et Belg., T. 23.*

*1891.* **Pelseneer, P.**, *Sur la dextrorsité de certains Gastropodes dits „sénestres". Bull. de séances de la Soc. Roy. Malac. de Belgique, T. 26, oder Compt. rend. Acad. sc. Paris, T. 112.*

*1891.* **Lang, A.**, *Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden. Vierteljahrschr. d. naturforsch. Ges. Zürich, Jahrg. 36.*

*1892 a.* **Fischer, P.**, *et* **Bouvier, E. L.**, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves. Journ. de Conchyliologie. T. 32.*

*1892.* **Pelseneer, P.**, *A propos de l'asymétrie des Mollusques univalves. Journ. de Conchyliologie, T. 32.*

*1892 b.* **Fischer, P.**, *et* **Bouvier, E. L.**, *Sur l'enroulement des Mollusques univalves. Journ. de Conchyliologie, T. 32.*

*1892.* **Buchner, O.**, *Die Asymmetrie der Gastropoden in ihren Beziehungen und Wirkungen auf die Lebensäusserungen der schalentragenden Schnecken. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemb., Jahrg. 48.*

*1894.* **Grobben, K.**, *Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien. Math. naturw. Classe, Bd. 103.*

*1894.* **Pelseneer, P.**, *Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. cour. et Mém. d. savants étrangers publ. p. l'Acad. Roy. de Belgique, T. 53.*
*oder — Introduction à l'étude des Mollusques. Bruxelles 1894.*
*oder — Mollusques in Traité de Zoologie, publ. p. R. Blanchard, Fasc. XVI, 1897.*

*1894.* **Haller, B.**, *Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig, 1894.*

*1895.* **Grobben, K.**, *Ueber den Zusammenhang von Asymmetrie der Aufrollung mit der Drehung bei den Gastropoden. Tagbl. d. 66. Versamml. deutsch. Naturf. u. Aerzte in Wien, 1894.*

*1895.* **Plate, L.**, *Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog., Bd. 9.*

*1896.* **Goette, A.**, *Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Mollusken. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 6. Jahresvers. zu Bonn.*

*1896.* **Simroth, H.**, *Mollusca. Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. 3, 22. u. 23. Liefrg.*

*1898.* **Amaudrut, A.**, *La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat., Zool., (8) T. 7.*

*1898.* **Simroth, H.**, *Ueber die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Biol. Centralbl., Bd. 18.*

*1899.* **Boutan, L.,** *La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. Arch. Zool. expér., (3) T. 7.*
*1899.* **Grobben, K.,** *Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 12.*

## XV. Sinnesorgane.

### A. Organe des Hautsinnes.

In der Haut der Mollusken finden sich in verschiedener Anordnung und Zahl Epithelsinneszellen (FLEMMING'sche Zellen), die über grössere Strecken zerstreut sein können. In ihrer gewöhnlichen Form stellen diese Zellen langgestreckte, dünne Gebilde dar, die an der Stelle, wo der Kern liegt, angeschwollen sind und die sich in eine Nervenfaser fortsetzen, welche in das Nervensystem hinein verläuft (Sinnesnervenzellen). Da die kernführende verdickte Partie der Zelle meist unter dem Epithel im Bindegewebe gelegen ist, erscheint auch die äussere, bis zur Körperoberfläche sich fortsetzende Partie dünnfadenförmig; nur am Rande des Epithels schwillt der äusserste Theil meist zu einem Köpfchen an und trägt dann ein Büschel von Sinnes-

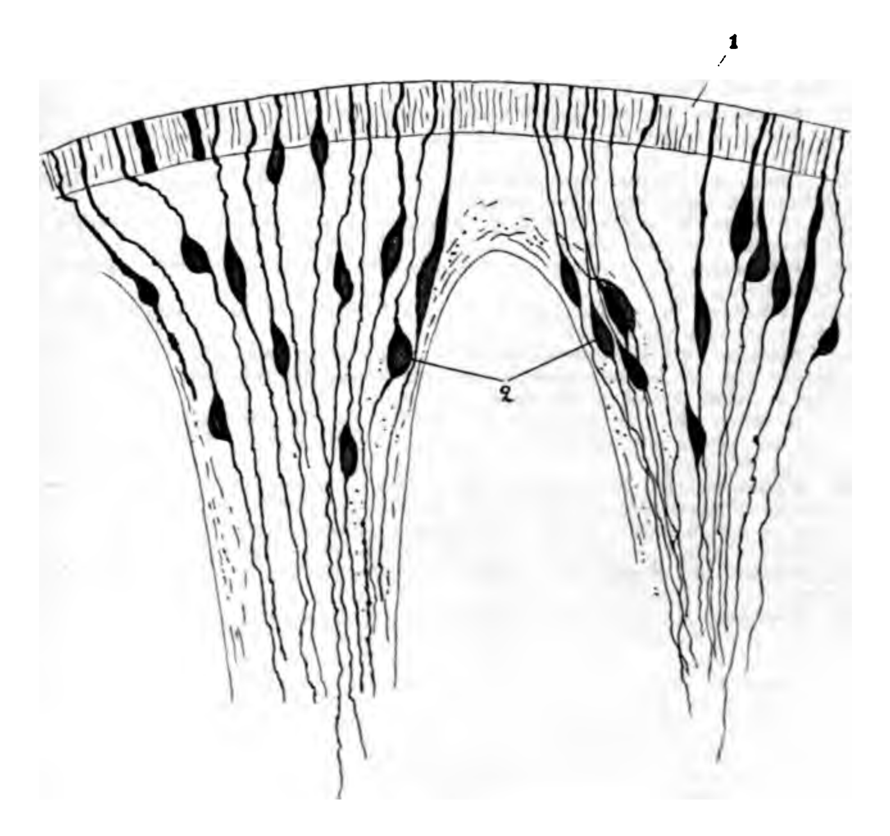



Fig. 242. **Sinneszellen vom Vorderende des hinteren Fühlers von Arion ater,** nach RETZIUS, Biol. Unters., 1892. *1* Epidermis, *2* Sinneszellen.

haaren: doch können letztere auch fehlen. Es handelt sich also um Epithelsinneszellen, die in der Hauptsache bereits unter das Epithel verlagert worden sind und die deshalb das Aussehen von bipolaren Nervenzellen besitzen (Fig. 242) [Pinsel- oder Haarzellen FLEMMINGS]. Daneben finden sich, wie es scheint, nur bei Lamellibranchiern Sinneszellen, die in ihrer Form mehr den gewöhnlichen Epithelzellen gleichen, und ein grosses, an der Begrenzung der äusseren Körperoberfläche theilnehmendes Endplateau besitzen, das ein Büschel nach aussen vorragender Sinneshaare trägt; auch sie gehen an der Basis in eine Nervenfaser über. Da aber, wie erwähnt, auch bei den zuerst beschriebenen Formen von Sinneszellen der kernführende Theil noch im Epithel selbst liegen kann, sind beide Arten von Zellen nur als Modificationen eines und desselben Typus aufzufassen. Eine scharf umgrenzte, specifische Function dürfte diesen Epithelzellen wohl kaum zuzuschreiben sein. Sie mögen noch empfindlich sein für sehr verschiedene Reize, hauptsächlich mechanische und chemische, und sie mögen also in unbestimmter Weise die Rolle von Tast-, Geruchs- und Geschmackszellen spielen. Ihre Function mag sich nur da etwas mehr specialisiren, wo sie an bestimmten Körperstellen in grösserer Anzahl znsammengedrängt vorkommen und besondere Sinnesorgane darstellen. Zwischen den einzelnen Sinneszellen eines solchen Hautsinnesorganes erhalten sich aber immer noch andere Epithelzellen: Drüsenzellen, Flimmerzellen, Stützzellen etc.

## 1. Tastorgane.

An exponirten Körperstellen wird wahrscheinlich die Tastfunction der Hautsinneszellen in den Vordergrund treten: so an den Tentakeln, Epipodialfortsätzen, Siphonen, am Mantelrand der Lamellibranchier, am Fussrande etc. etc. Immerhin ist auch für diese Stellen nicht anzunehmen, dass die an ihnen befindlichen Sinneszellen nur für mechanische Reize empfindlich sind. So wurde nachgewiesen, dass eine grosse Zahl von Muscheln, die keine Augen besitzen, lichtempfindlich sind, auf Beleuchtung und Beschattung reagiren (photoskioptischer Sinn). Auch bei Pulmonaten (Helix) zeigt sich eine solche Lichtempfindlichkeit der äusseren Haut.

## 2. Geruchsorgane.

Die specifische Function eines Sinnesorganes niederer Thiere festzustellen, ist im Allgemeinen schwierig, besonders gilt dies aber von jenen Organen, die als Geruchs- oder Geschmacksorgane gedeutet werden sollen. Man bezeichnet wohl auch Geruchs- und Geschmackssinn gemeinsam als chemischen Sinn. Für die Wasserthiere wird neuerdings wieder die Ansicht vertheidigt, dass ihnen ein Riechvermögen entsprechend demjenigen der Landthiere, bei welchen dasselbe auf der Einwirkung gasförmiger Riechstoffe beruht, mangle, dass bei ihnen vielmehr die Wahrnehmungen des chemischen Sinnes sich auf Geschmacksempfindungen oder dann auf Empfindungen unbekannter Qualität beschränken. Da diese Fragen jedoch zum Theil noch sehr strittig sind und weiterer Untersuchungen bedürfen, belassen wir hier die frühere Eintheilung in Geruchs- und Geschmacksorgane für alle Mollusken, gleichgültig, in welchem Medium sie leben.

### a) Das Osphradium.

Wie bei Prosobranchiern nachgewiesen wurde, kommen Sinneszellen im ganzen, der Mantelhöhle zugekehrten, also inneren Epithel des Mantels zerstreut zwischen den anderen Epithelzellen vor. Es lassen sich nämlich hier, wie auch an anderen Körperstellen, 3 Arten von Epithelzellen nachweisen: 1) indifferente Epithelzellen; diese können gelegentlich Pigment enthalten, sie sind meist bewimpert; 2) Drüsenzellen; 3) Sinneszellen. Das numerische Verhältniss dieser 3 Zellenarten kann in verschiedenen Bezirken des Mantels wechseln. Prädominiren die Drüsenzellen, so nimmt der betreffende Bezirk einen vorwiegend drüsigen Charakter an und kann sich sogar zu einer scharf localisirten Epitheldrüse (z. B. Hypobranchialdrüse) ausbilden. An den Kiemen prädominiren die indifferenten Wimperzellen. Prädominiren die Sinneszellen, so nimmt der betreffende Bezirk einen vorwiegend sensoriellen Charakter an. Er wird, wenn er sich scharf localisirt, und wenn die Sinneszellen immer mehr vorherrschen, zu einem Sinnesorgane des Mantels. Die allmähliche Ausbildung und fortschreitende Differenzirung eines solchen pallialen Sinnesorganes lässt sich besonders schön bei den Prosobranchiern verfolgen. Das Sinnesorgan ist kein anderes als das Osphradium. Vermöge seiner Lage in der Mantelhöhle und speciell in der Nähe der Kiemen wird man geneigt sein, zu vermuthen, dass seine Hauptfunction die der Untersuchung der Beschaffenheit des Athemwassers sei, mit anderen Worten, dass es vorwiegend als Geruchsorgan oder, allgemeiner ausgedrückt, als Organ des chemischen Sinnes functionire. Neuere experimentelle Untersuchungen setzen freilich diese Function des Osphradiums wieder sehr in Zweifel.

Das Osphradium ist unter den Prosobranchiern am wenigsten differenzirt bei den Diotocardiern. Bei den Fissurelliden existirt es noch gar nicht als scharf localisirtes Organ. Bei den Monotocardiern differenzirt es sich immer mehr, bekommt ein besonderes Ganglion und erreicht schliesslich bei den Toxiglossen das Maximum seiner Entwickelung.

Eine Uebersicht über die Lagerungs- und Zahlenverhältnisse des Osphradiums ist schon in einem anderen Abschnitt (p. 103) gegeben worden. Wir heben hier nur nochmals hervor, dass dieses Sinnesorgan beim Uebergang von der Wasser- zur Luftathmung sich zurückbildet und verschwindet. Solche Uebergänge zeigen sich in verschiedenen Abtheilungen der Prosobranchier (siehe Abschnitt Respirationsorgane); so fehlt ein Osphradium hier vollständig bei den terrestrisch lebenden Helicinidae und Cyclophoridae. Unter den Pulmonaten erhält es sich, allerdings auch nach Verlust der Kieme bei den im Wasser lebenden Basommatophoren (den Auriculiden als Landformen mangelt es) und bei ganz wenigen Stylommatophoren (Testacella, Parmacella [?], Janelliden). Unter den Opisthobranchiern verschwindet das Osphradium, ohne dass ein Uebergang zur Luftathmung stattfände, im Zusammenhang mit der Rückbildung des Ctenidiums und der Mantelhöhle; dafür sind hier wohlausgebildete Riechtentakel oder Rhinophoren vorhanden.

Auf eine ausführliche Darstellung der besonderen Form und des besonderen Baues des Osphradiums in den verschiedenen Abtheilungen der Mollusken müssen wir verzichten. Wir wollen uns darauf beschränken,

das hoch entwickelte Osphradium eines Taenioglossen, der Cassidaria tyrrhena, zu beschreiben.

Das Osphradium von Cassidaria liegt als ein längliches, an beiden Enden zugespitztes Organ links vom Ctenidium am Mantel in der Mantelhöhle. Es sieht wie bei anderen stark specialisirten Monotocardiern aus (Fig. 116 p. 107) wie eine zweizeilig gefiederte Kieme und ist deshalb auch als „Nebenkieme“ betrachtet und bezeichnet worden. Es besteht aus einem sich auf dem Mantel erhebenden, im Querschnitte annähernd viereckigen Wulste, welcher jederseits 125—150 flache Blättchen trägt, die auf der Fläche des Mantels senkrecht stehen und dicht gedrängt sind, so dass die Flächen der aufeinander folgenden Blättchen aneinander liegen. Der Wulst wird fast ausschliesslich von einem gestreckten Ganglion, dem Osphradialganglion, gebildet. Von diesem Ganglion erhält jedes Blättchen einen besonderen Nerven, der seiner unteren, gegen die Mantelhöhle vorragenden Kante entlang verläuft und 4 Hauptzweige in das Blättchen entsendet. An der dorsalen, dem Mantel zugekehrten Seite enthält jedes Blättchen Blutsinusse, die mit einem über dem Ganglion im Wulste liegenden Sinus communiciren. Die erwähnten Hauptzweige verästeln sich. Ihre letzten, feinsten Aestchen durchsetzen die Stützmembran zwischen Epithel und dem subepithelialen Gewebe und verbinden sich mit verästelten, im Epithel (interepithelial) liegenden Ganglienzellen, von denen eine jede mit einer spindelförmigen Epithelsinneszelle in Verbindung steht. Die verästelten interepithelialen Nervenzellen stehen unter einander durch ihre Fortsätze im Zusammenhang.

Das beschriebene Sinnesepithel ist an der unteren, der Mantelhöhle zugekehrten Oberfläche der Osphradialblättchen entwickelt, und in dieser Gegend sind die indifferenten, cilienlosen Epithelzellen mit Körnern gelben Pigmentes erfüllt, während diese Zellen in der oberen Region eines jeden Blättchens pigmentlos und bewimpert sind. Auch Drüsenzellen sind — in bestimmter Anordnung — im Epithel der Osphradialblättchen vorhanden.

Was die Innervation des Osphradiums anbetrifft, so entspringt der Osphradialnerv gewöhnlich aus dem Pleurovisceralconnectiv und zwar da, wo ein Parietalganglion vorhanden ist, aus diesem; bei den Lamellibranchiaten kommt er von dem Parietovisceralganglion. Meist ist der Osphradialnerv ein Seitenzweig des Kiemennerven.

Wichtig ist der bei Lamellibranchiaten erbrachte Nachweis, dass die Fasern der Osphradialnerven, obschon diese Nerven von dem Parietovisceralganglion kommen, nicht aus diesem selbst entspringen, dass sie sich vielmehr direct in die Pleurovisceralconnective fortsetzen und in den Cerebralganglien wurzeln.

### b) Riechtentakel.

Man nimmt an, dass die Kopftentakel der Gastropoden im Dienste der Geruchswahrnehmung stehen. Für die Landpulmonaten sprechen mehrfach angestellte Experimente dafür, dass speciell die grossen oder Augententakel diese Function besitzen; doch scheint auch dem vorderen Tentakelpaar, wie überhaupt der ganzen vorderen Kopfregion ein gewisses Riechvermögen zuzukommen. Allgemein verbreitet, wenn auch experimentell wenig gestützt, ist die Ansicht, dass die hinteren oder dorsalen Tentakel (Rhinophoren) der Opisthobranchier Geruchsorgane seien oder, um uns vorsichtiger auszudrücken, im Dienste des

chemischen Sinnes stehen. Diese Rhinophoren (Fig. 159, p. 150) zeigen häufig Oberflächenvergrösserungen, vielfach in Form von mehr oder weniger zahlreichen, ringförmigen Lamellen, welche den Tentakel kragenförmig umgeben. Oft auch sind diese Rhinophoren ohrförmig oder dütenförmig eingerollt. Nicht selten sind sie in besondere Gruben oder Scheiden zurückziehbar. Sie werden vom Gehirnganglion aus durch einen Nerven innervirt, welcher an ihrer Basis ein Ganglion bildet.

Am seitlichen und unteren Rande der Kopfscheibe der Cephalaspidea, welches Organ man als aus der Verschmelzung der Labialtentakel und Kopftentakel hervorgegangen betrachtet, finden sich als Geruchsorgane gedeutete Gebilde, die da, wo sie am besten ausgebildet sind, aus mehreren sich auf der Kopfscheibe erhebenden parallelen „Riechlamellen“ bestehen (Fig. 243). Diese hie und da der Form nach einem wohl entwickelten Osphradium ähnlichen Gebilde stellen nur den hintersten Abschnitt einer weiter ausgedehnten Sinnesregion dar (HANCOCK'sches Organ), die sich nach vorn jederseits bis zum Munde erstreckt und im vordersten Abschnitt wohl Geschmacksfunction übernimmt. Sieht man dieses einheitliche Organ als ursprünglicher an, so wird man schliessen, dass bei den anderen Tectibranchiern dasselbe sich in die Sinnesregionen der Mundgegend, der vorderen und der hinteren Tentakel (Rhinophoren) getheilt habe.

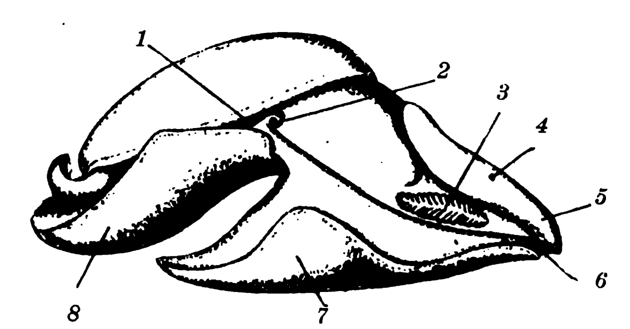



Fig. 243. **Bulla hydatis**, von der rechten Seite, nach PELSENEER, 1894. *1* Kieme, *2* hermaphroditische Geschlechtsöffnung, *3* Rhinophor, *4* Auge, *5* Kopfschild, *6* Penisöffnung, *7* Parapodium, *8* unterer Mantellappen.

## c) Riechgruben der Cephalopoden.

Bei den Dibranchiaten liegt jederseits über den Augen (nach vergleichend-anatomischer Orientirung) eine als Geruchsorgan gedeutete Grube (bei einigen Formen, z. B. Chiroteuthis, Doratopsis, Mastigoteuthis, Ctenopterix, an Stelle derselben ein tentakelförmiger Fortsatz), deren Epithelboden aus Wimperzellen und Sinneszellen besteht. Unter dieser Grube findet sich ein „Riechganglion“, das dem Opticus dicht anliegt. Die zum Ganglion verlaufenden Nervenfasern lagern sich dem Opticus ebenfalls an, stammen aber in letzter Linie vom Cerebralganglion. Der Gedanke liegt nahe, diese Geruchsorgane als Reste der hinteren Tentakel der Gastropoden aufzufassen, sie zu vergleichen mit den Rhinophoren der Opisthobranchier. Nautilus besitzt an entsprechender Stelle jederseits einen kleinen Tentakel in Verbindung mit einer Grube; ausserdem soll aber bei dieser Form auch den beiden Augententakeln (siehe Abschnitt Fuss) Riechfunction zukommen. Diese letzteren sind als modificirte Kopffusstentakel zu betrachten, die im Gegensatz zu den gewöhnlichen Tentakeln bewimpert erscheinen

(Fig. 181 und 182). Wir haben schon früher gesehen, dass Nautilus noch echte Osphradien zukommen.

### d) Palliale Sinnesorgane der Lamellibranchier.

Bei mehreren Asiphoniaten sind ausser den Osphradien noch epitheliale Sinnesorgane nachgewiesen worden, welche auf kleinen Falten oder Höckern rechts und links neben dem After, zwischen diesem und dem Hinterende der Kieme liegen. Sie werden von einem Zweig des hinteren Mantelnerven innervirt.

Epitheliale Sinnesorgane von verschiedener Form (Platten von Sinnesepithel, Sinneslamellen, Sinneswülste, Büschel von kleinen Tentakeln) finden sich auch bei Siphoniaten am Mantel, und zwar auf dem Rückziehmuskel der Siphonen, an der Basis des Branchialsiphos. Auch diese pallialen Sinnesorgane der Siphoniaten werden vom hinteren Pallialnerven innervirt und dürften den analen Sinnesorganen der Asiphonier entsprechen. Ihre Function ist unbekannt. Man vermuthet, dass sie derjenigen des Osphradiums analog sei.

In besonders reicher Ausbildung treten palliale Sinnesorgane bei vielen Protobranchiern auf; doch wechselt Lage und Bau bei den einzelnen Formen sehr, so dass eine Homologisirung vorläufig schwierig erscheint. Der Charakter dieser Organe ist übrigens bald mehr ein drüsiger, bald ein vorwiegend sensorieller.

### e) Die Geruchsorgane der Chitonen.

In der Mantelrinne der Chitonen existiren epitheliale Sinnesorgane, die als Geruchsorgane gedeutet worden sind. Es handelt sich um Leisten oder Wülste, an denen das ausserordentlich erhöhte Epithel aus Drüsenzellen und fadenförmigen Sinneszellen besteht. Bei Chiton laevis (?) und Ch. cajetanus finden sich jederseits in der Mantelrinne 2 sich in der ganzen Länge der Kiemenreihe erstreckende Sinnesleisten, von denen die eine, die parietale, der inneren Wand der Furche, d. h. der Seitenwand des Fusses angehört, während die andere, die paraneurale Leiste, dem Boden der Furche entlang, also über der Kiemenbasis und unter dem Pleurovisceralstrang verläuft. Es setzt sich die Paraneuralleiste eine kurze Strecke weit auf die Innnenseite einer jeden Kieme fort, so dass jede Kieme einen epibranchialen Sinneshöcker besitzt. Vor dem ersten Kiemenpaar und in der Gegend des letzten werden die Sinneszellen auf den paraneuralen Sinnesleisten im Vergleich zu den Drüsenzellen viel zahlreicher. Chiton siculus, Ch. Polii und Acanthochiton (bei diesen reichen die zahlreichen Kiemen weit nach vorn) besitzen die parietalen und die paraneuralen Sinnesleisten nicht. Bei ihnen beschränkt sich das Sinnesepithel auf je 2 Epithelwülste, welche paraneural hinter dem letzten Kiemenpaare gelegen sind und an welche sich ein hohes Epithel anschliesst, welches die Mantelwand des hintersten Raumes der Kiemenfurche überzieht.

Alle diese Sinnesepithelien scheinen von den Pleurovisceralsträngen aus innervirt zu werden.

In neuester Zeit wird jedoch die Ansicht vertreten, dass speciell als Osphradien Epithelhöcker oder -wülste zu betrachten seien, die neben dem After, zwischen letzterem und hintersten Kiemen, liegen, Bildungen also, die den oben für Chiton siculus etc. beschriebenen entsprechen und

die sich bei sehr vielen Chitonarten finden. Die anderen erwähnten, parietalen und paraneuralen Leisten und Wülste sind danach mehr als drüsige Gebilde aufzufassen. Ausserdem wurden bei Hanleya und den Lepidopleuriden als Osphradien Sinnesorgane beschrieben, die auf der Aussenkante der Kiemen manchmal nur bei einem Theile der letzteren als Verdickungen des Epithels auftreten, unter denen der Kiemennerv gangliöse Anschwellungen zeigen kann. Vielleicht handelt es sich um verlagerte Osphradien der anderen Chitonen.

In der Mantelfurche verschiedener Chitonarten (Lepidopleurus, Hanleya) sind ferner an der äusseren, d. h. dem Mantel angehörenden Wand Sinneshügel in grösserer Zahl aufgefunden worden; sie sind am ehesten den gleich zu besprechenden Seitenorganen der Diotocardier zu vergleichen.

### 3. Die „Seitenorgane" der Diotocardier.

An der Basis der Epipodialtentakel von Fissurella und Trochiden, an der Basis der unteren Tentakel der Epipodialkrause von Haliotis und bei dieser letzteren Gattung noch an anderen Stellen in der Nähe der Krause finden sich Sinnesorgane, die mit den Seitenorganen der Anneliden verglichen worden sind. Sie bestehen aus einem Hofe von Sinnesepithel, der sich kugelförmig vorwölben und grubenförmig vertiefen kann. Das Epithel dieser Sinnesorgane, die an der Unterseite der Basis der Epipodialtentakel liegen, besteht aus je mit einer Sinnesborste versehenen Sinneszellen und pigmentführenden Stützzellen. Die Innervation geschieht für jedes Sinnesorgan durch den betreffenden Tentakelnerven, der vom Pedalstrange stammt und in der Basis eines jeden Epipodialtentakels ein Ganglion bildet.

### 3a. Das subpalliale Sinnesorgan einzelner Diotocardier.

Bei den Patelliden findet sich jederseits am Fusse ein Streifen von Sinnesepithel, der gleich hinter dem Osphradium am Rande der Kiemenhöhle beginnt und je nach den einzelnen Formen verschieden weit nach hinten sich ausdehnt. Nach seiner Lage bezeichnet man den Streifen als subpalliales Sinnesorgan. Weder über seine Function noch über die Homologie mit anderen Sinnesorganen lässt sich etwas Sicheres sagen. Entsprechende Gebilde sollen auch bei Haliotis und einigen anderen Rhipidoglossen vorhanden sein.

### 4. Geschmacksorgane.

Falten und Wülste der Mundhöhle sind in einigen Abtheilungen der Mollusken als Geschmacksorgane gedeutet worden, doch immer ohne physiologische, fast immer ohne histologische Begründung. Nur in wenigen Fällen, bei Chitoniden (?) und Diotocardiern (Haliotis, Fissurella, Trochus, Turbo und Patella) wurde das Vorhandensein von sogenannten „Geschmacksbechern" auf einem Wulste der Mundhöhle nachgewiesen. Dieser „Geschmackswulst" liegt am Boden der Mundhöhle, dicht hinter der Lippe. In seinem Epithel finden sich wenige Geschmacksbecher, gegenüber dem umliegenden Epithel etwas vertieft. Sie bestehen aus Sinneszellen mit frei vorragendem Sinnes-

kegel und Stützzellen. Auch bei einigen Heteropoden wurden becherförmige Organe in der Mundhöhle und deren Umgebung nachgewiesen, sowie ein ausgesprochenes Geschmacksvermögen experimentell dargethan.

Rechts und links vom Munde der Pulmonaten liegt ein Mundlappen, unter dessen hohem, von einer dicken Cuticula überzogenem Epithel ein Ganglion liegt. Kleinere Ganglien finden sich in den am oberen Mundrande liegenden Läppchen. Alle diese Ganglien werden von verschiedenen aus dem Cerebralganglion entspringenden Nerven versorgt; einer derselben (der eigentliche Nerv des Mundlappens) stellt einen Zweig des vorderen Tentakelnerven dar oder wurzelt wenigstens mit diesem gemeinsam im Gehirnganglion. Die erwähnten Lappen werden als Geschmacksorgane aufgefasst: sie wurden lange Zeit irrthümlicherweise mit dem sogenannten SEMPER'schen Organ (Buccaldrüsen, siehe Darmkanal) identificirt.

### 5. Subradulares Sinnesorgan von Chiton.

Bei Chiton wurde ein in der Mundhöhle gelegenes Sinnesorgan als Subradularorgan von unbekannter physiologischer Bedeutung beschrieben. Es ist eine „unter und vor der Radula gelegene Erhabenheit“ (über die Lage orientire man sich an Fig. 272) und hat die Gestalt zweier mit den concaven Rändern aneinander gelegter Bohnen. Unter dem Organ liegen zwei Ganglien: Subradularganglien, Lingualganglien (vergl. den Abschnitt: Nervensystem). Das Epithel des Organes besteht aus grün pigmentirten Flimmerzellen und zwei Arten Sinneszellen. Neueren Untersuchungen zu Folge kann dieses Organ aus der Mundhöhle vorgestülpt werden und besitzt vielleicht die doppelte Function eines Tast- und Geschmacksorganes. Das Vorkommen eines entsprechenden Gebildes bei Diotocardiern wird gegenwärtig wieder bestritten; vielleicht hat sich hier immerhin ein Rest desselben erhalten und wird bei verschiedenen Diotocardiern durch einen in der Mundhöhle vor der Radula gelegenen Höcker, freilich ohne Sinneszellen, repräsentirt. Die Scaphopoden besitzen ein wohl entwickeltes Subradularorgan; bei den Cephalopoden entspricht die sogen. Zunge einem solchen.

### 6. Die Sinnesorgane der Chitonschalen.

Auf den Schalen der Chitoniden kommen in bestimmter Anordnung zahlreiche Organe vor, die wohl mit Recht als Sinnesorgane, und zwar als Organe des Tastgefühls betrachtet werden (Fig. 244 und 245). Sie werden Aestheten genannt und liegen in Poren des Tegmentums (vergl. p. 47). Die Aestheten sind von keulenförmiger und cylindrischer Gestalt. Jedes Aesthet trägt aussen eine tief becherförmige Chitinkappe. Vom Aesthet (Megalästhet) zweigt sich ein einfacher bis mehrfacher Kranz dünner Abzweigungen, Mikrästheten, ab, von denen eine jede mit einer Anschwellung endigt, welche ein kleineres Chitinkäppchen trägt. Der Körper der Aestheten besteht vorwiegend aus grossen, langen, drüsenähnlichen Zellen; er setzt sich in einen Faserstrang fort, der an die Basis des Tegmentums verläuft und von da an, zusammen mit den Fasersträngen der übrigen Aestheten einer Chitonschale, zwischen Tegmentum und Articulamentum hinziehend das umgebende Mantelgewebe erreicht oder das Articulamentum selbst durchsetzt.

Ueber den feineren Bau dieser Aestheten haben neue Untersuchungen etwas genaueren Aufschluss gegeben. Danach setzen sich die grossen Drüsenzellen des Aesthetenkörpers, alle hinter ihrem basalständigen Kern, in einen dünnen Fortsatz fort, der direkt in eine Faser des Faserstranges übergeht. Die Fasern selbst bestehen aus einem hellen Protoplasma; von Zeit zu Zeit schwellen sie etwas an und enthalten an diesen Stellen je einen Kern. Die Frage, ob und wie diese Faserstränge, resp. die Aestheten innervirt werden, scheint jetzt dahin beantwortet zu sein, dass dorsale Seitenäste der Pleurovisceralstränge (obere Rückennerven) zu ihnen herantreten.

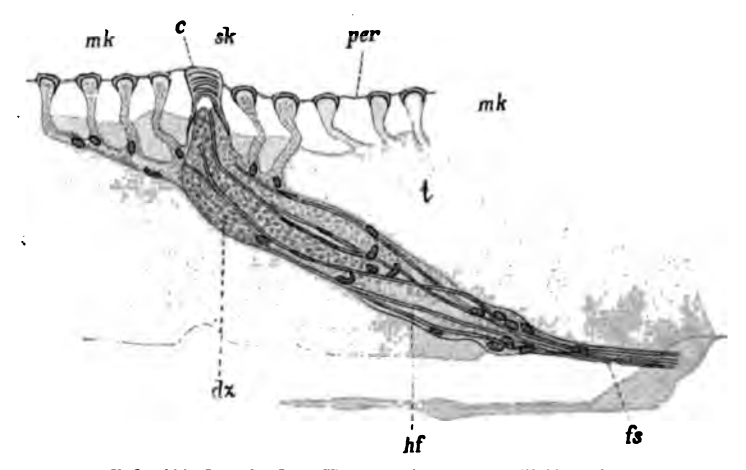



Fig. 244. **Schnitt durch das Tegmentum von Chiton laevis (?) zur Demonstration eines Aestheten**, nach BLUMRICH, 1891. *mk* Mikrästheten, *per* Periostracum, *sk* Hauptästhet, *t* Tegmentum, *dz* drüsenähnliche Zellen, *hf* helle Fasern, *fs* Faserstrang, *c* Chitinkappe.

Die Annahme erscheint gerechtfertigt, dass die Aestheten nur Modificationen der Stacheln mit ihren Papillen und Bildungszellen sind, welche im Integument der Chitonen so verbreitet vorkommen. Die Chitinkappen würden dann einem Theile der chitinigen Basis der Stacheln entsprechen.

Dafür, dass die Aestheten Sinnesorgane sind, spricht besonders auch der Umstand, dass bei einzelnen Chitonenarten einzelne Megalästheten zu Augen umgewandelt sind.

Jedes Auge (Fig. 245) ist von einer Pigmenthülle umgeben, die nichts anderes ist als derjenige dunkler gefärbte Theil des Tegmentums, welcher an den Porus anstösst, in dem das zum Auge umgewandelte Megalästhet liegt. Die dunklere Färbung wird durch ein braunes Pigment hervorgerufen, das von besonderen, dem Auge angehörigen Pigmentzellen geliefert wird.

Ausser den letzteren finden sich als wichtigste Zellelemente im Auge hohe, schmale Retinazellen, die unter dem basal gelegenen Kerne jeweilen in eine feine Faser übergehen. Ueber den Retinazellen liegt eine helle, biconvexe Linse, die den Augenporus abschliesst. Ueber die Linse weg zieht eine dünne Schalenschicht (Periostracum), die an dieser Stelle als Cornea bezeichnet wird. Ein solches Auge

lässt sich direkt mit einem Megalästhet vergleichen, um so eher, als es auch von Mikrästheten umgeben wird. Die Linse entspricht der Chitinkappe, die Retinazellen den Drüsenzellen des Aesthetenkörpers.

Es sind übrigens auch Augen von wesentlich anderem Baue für einige Chitonarten beschrieben worden.

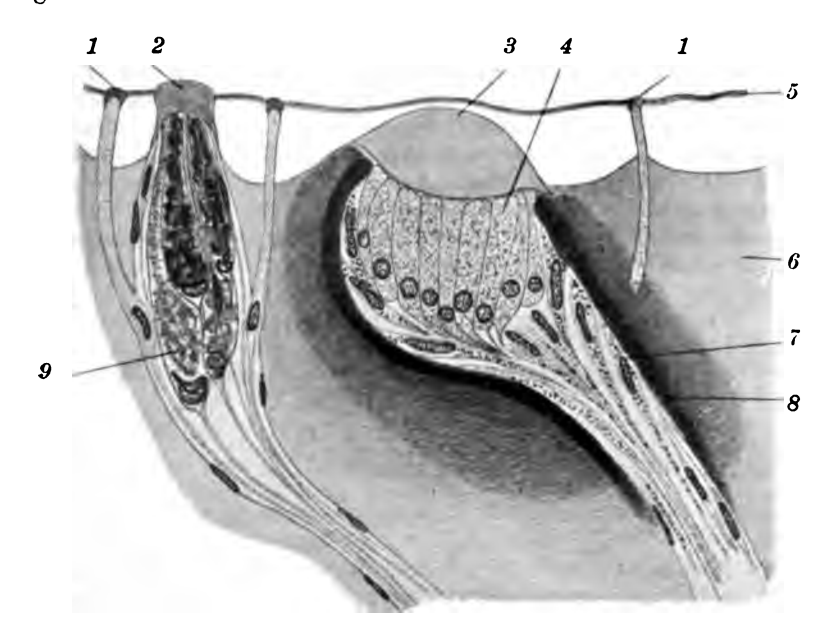



Fig. 245. **Aestheten und Schalenauge von Tonicia fastigiata**, etwas schematisirt, nach PLATE, Anat. Chit. 1897. *1* Chitinkappe eines Mikraestheten, *2* Chitinkappe eines Hauptästheten, *3* Linse, *4* Retina, *5* Periostracum, *6* Tegmentum, *7* Pigmentzelle, *8* Pigment, *9* Drüsenzelle.

## B. Gehörorgane (statische Organe).

Alle Mollusken mit einziger Ausnahme der Amphineuren besitzen Gehörorgane, welche ontogenetisch sehr frühzeitig auftreten. Ihrer Function nach würden sie wohl in vielen Fällen besser als statische Organe bezeichnet, insofern sie zur Orientirung mit Bezug auf die Gleichgewichtslage dienen. Es sind zwei, meist allseitig geschlossene Hörbläschen (Otocysten), deren Epithelwand gewöhnlich aus Wimperzellen und Sinneszellen besteht. In dem von Flüssigkeit erfüllten Binnenraume des Bläschens sind Gehörsteinchen (Otolithen) in verschiedener Zahl (von 1 bis über 100), Grösse, Form und chemischer Beschaffenheit suspendirt und beim lebenden Thiere in zitternder Bewegung. Ist ein grösserer Gehörstein vorhanden, so bezeichnet man ihn als Otolithen (im engeren Sinne), sind viele kleinere da, so spricht man von Otoconien. Otoconien können neben einem Otolithen vorkommen.

Was die Lage der beiden Otocysten anbetrifft, so finden sie sich gewöhnlich auf den Pedalganglien oder in deren Nähe, seltener weiter von ihnen entfernt. Trotzdem ist der sichere Nachweis vielfach geleistet, dass der Hörnerv nicht aus dem Pedalganglion, sondern aus dem Cerebralganglion stammt, freilich aber oft dem

Cerebropedalconnectiv dicht anliegt oder zusammen mit seinen Fasern verläuft.

In den meisten Fällen entstehen die Hörbläschen durch Einstülpung vom äusseren Epithel aus. So erscheint denn als eine Thatsache von grossem Interesse, dass bei ursprünglichen Lamellibranchiern (Nucula, Leda, Malletia, Solemya) jedes der beiden Hörbläschen noch beim erwachsenen Thiere durch einen langen Canal an der Oberfläche des Fusses ausmündet (Fig. 219). Die Gehörsteinchen sind hier fast in allen Fällen von aussen aufgenommene Fremdkörper, Sandkörnchen. Bei Yoldia unter den Protobranchiern ist der Otocystencanal bereits in Rückbildung begriffen und erreicht die äussere Oberfläche des Körpers nicht mehr (Fig. 246). Bei Cephalopoden erhält sich wohl noch ein Rest des Einstülpungskanals als KÖLLIKER'scher Kanal; er ist aber blind geschlossen.

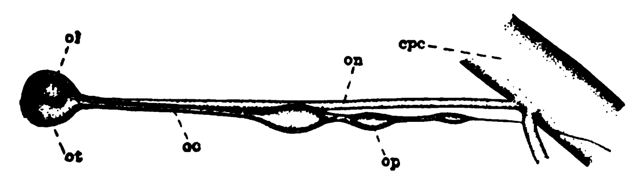



Fig. 246. **Otocyste von Yoldia limatula**, nach DREW, 1899. *cpc* Cerebropedalconnectiv, *on* Otocystennerv, *ol* Otolith, *ot* Otocyste, *oc* Kanal der Otocyste, *op* geschlossene Blasen in dem degenerirten, strangförmigen Theile des Kanales.

Die höchste Ausbildung erhalten die Gehörorgane innerhalb der Mollusken bei den guten Schwimmern, besonders den Cephalopoden und Heteropoden. Hier kommt es zur Bildung von Maculae und Cristae acusticae.

Heteropoden. Das genau untersuchte Gehörorgan von Pterotrachea (Fig. 247) hat folgenden Bau. Die Wand der Blase besteht zunächst aus einer structurlosen, von Muskel- und Bindegewebselementen umhüllten Membran. Im Innern der mit Flüssigkeit erfüllten Gehörblase ist ein kalkiger Otolith von concentrisch geschichtetem Bau suspendirt. Die Innenfläche der Blase ist von einem Epithel ausgekleidet, das aus drei verschiedenen Zellarten besteht: Hörzellen, Wimperzellen, Stützzellen. Die unbewegliche Sinneshaare tragenden Hörzellen finden sich an der der Eintrittsstelle des Hör-

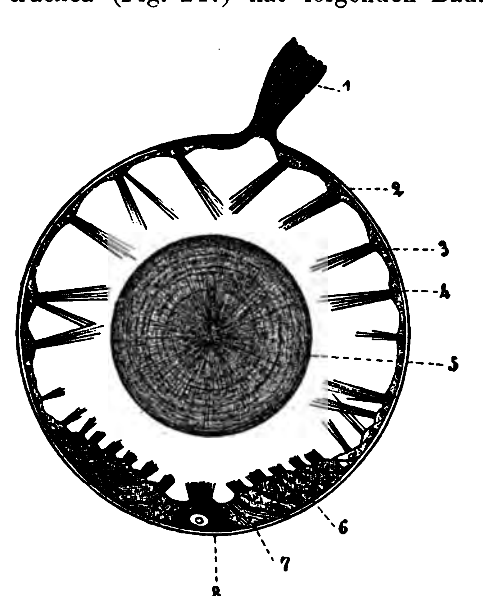



Fig. 247. **Gehörorgan von Pterotrachea**, nach CLAUS, 1875. *1* Hörnerv, *2* structurlose Membran, *3* und *4* Wimperzellen, *5* Otolith, *6* Hörzellen, *7* Stütz- oder Isolationszellen, *8* grosse centrale Hörzelle.

nerven diametral gegenüberliegenden Wand der Hörblase (Macula acustica). Hier findet sich im Centrum eines von vielen Hörzellen gebildeten Hofes, von diesen durch 4 Stütz- oder Isolationszellen getrennt, eine grössere, centrale Hörzelle. An dem grösseren übrigen Theil der Hörbläschenwand finden sich zwischen indifferenten Zellen flachere Wimperzellen, welche sehr lange Wimpern oder Borsten tragen, die eigenthümliche Bewegungen zeigen. Sie können sich nämlich auf die Innenwand der Blase niederlegen und dann wieder (wie behauptet wird, bei stärkeren Schallreizen) aufrichten, so dass sie dann, gegen das Centrum der Blase vortretend, den Otolithen stützen.

Der Hörnerv, welcher an dem der Centralzelle diametral gegenüberliegenden Pol an die Hörblase herantritt, strahlt sofort in Fasern aus, „welche, wie an einem Globus vom Pole aus die Meridiane, alle in einer Richtung über die ganze Wand der Gehörblase ausstrahlen", um schliesslich die Hörzellen an ihrem basalen Ende zu innervieren.

Neuere Untersuchungen, mit den Mitteln der modernen Technik durchgeführt, haben durchaus die bis dahin geltende, soeben vorgetragene Auffassung vom Baue des Gehörorganes von Pterotrachea bestätigen können, nur in Betreff der Hörzellen wird man sich besser so ausdrücken, dass sie sich in eine Nervenfaser fortsetzen, die ins Centralnervensystem verläuft. Insofern entsprechen also diese Hörzellen ganz den am Eingange dieses Abschnittes beschriebenen Sinnes-(Sinnesnerven-)zellen.

Noch complicirter sind die beiden Hörbläschen der Cephalopoden, welche in zwei geräumigen Höhlen des Kopfknorpels liegen. Das Sinnesepithel findet sich hier auf einer Macula acustica und auf einer leistenförmigen, nach innen vorspringenden Crista acustica. Otolithen finden sich nur auf der Macula acustica. Der Hörnerv theilt sich in zwei Aeste, von denen der eine zur Macula, der andere zur Crista acustica geht. Als Rest der Einstülpungsöffnung findet sich der oben erwähnte, innen flimmernde, an dem einen Ende blind geschlossene, an dem anderen sich in das Hörbläschen öffnende KÖLLIKER'sche Kanal.

Experimentelle Untersuchungen an Cephalopoden haben dargethan, dass eine der Functionen der Gehörbläschen die ist, das Thier mit Bezug auf seine Gleichgewichtslage bei der Locomotion zu orientiren.

## C. Sehorgane.

### 1. Augengruben.

Es sind dies die einfachsten Sehorgane. Sie bestehen aus grubenförmigen, also nach aussen offenen, Einstülpungen des Körperepithels, das am Boden der Grube die Retina bildet. Die Augengrube ist bald ziemlich flach, bald tief, von der Gestalt einer weitbauchigen Flasche, die mit einem kurzen, engen Hals mündet. Der Augennerv tritt an den Boden der Augengrube heran, um sich auf ihm auszubreiten. Die Epithelwand (Retina) der Augengrube besteht — und dies gilt für die grosse Mehrzahl der Gastropodenaugen — aus zwei Arten von langen, fadenförmigen Zellen: 1) aus hellen, pigmentlosen Zellen; 2) aus Pigmentzellen. Ob die hellen oder die Pigmentzellen oder beide Arten Retinazellen sind, ist noch strittig. In manchen Fällen sind beide Arten von einander kaum zu unterscheiden, und bei

gewissen Opisthobranchiern lässt sich nur eine Art, und zwar pigmentführender Zellen auffinden. In den Pigmentzellen findet sich, dies ist für einige Fälle sicher nachgewiesen, das Pigment nur in der peripheren Zone, so dass die Axe der Zelle pigmentfrei ist und als erregbarer Theil betrachtet werden könnte. Die hellen Zellen würden dann indifferente Zwischenzellen oder Secretzellen sein. — Die Retina wird gegen die Höhlung der Augengrube zu überzogen von einem dicken, gallertigen Cuticularüberzug, oder es ist die ganze Augengrube erfüllt von einem oft als Linse bezeichneten Gallertkörper. Man hat die hellen oder Secretzellen als diejenigen betrachtet, welche diese Gallertmasse absondern.

Augengruben finden sich innerhalb der Gastropoden nur bei den ursprüngliche Charaktere aufweisenden Diotocardiern. Sie wurden beobachtet bei Docoglossen, Pleurotomaria, Haliotiden, Trochidae, Delphinulidae und Stomatiidae [1]).

Mit Rücksicht darauf, dass unter allen lebenden Cephalopoden Nautilus als die ursprünglichste Form betrachtet werden muss, ist es interessant zu constatiren, dass die beiden Nautilusaugen Augengruben sind (Fig. 248). Die Sinneszellen der Retina, das heisst der Epithelwand der Augengrube, besitzen ein gegen die Augenhöhle vorragendes cuticulares Stäbchen. Zwischen die Ausbreitung des Sehnerven und die Retina ist eine Schicht von Ganglienzellen eingeschaltet. Nach anderen Angaben soll jedoch eine solche Ganglienzellschicht nicht vorkommen.

Fig. 248. Fig. 249.

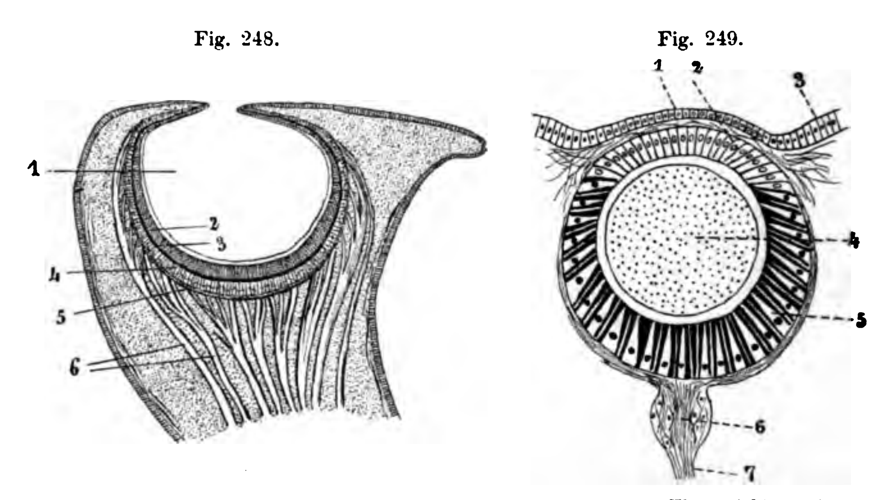



Fig. 248. **Auge von Nautilus**, nach Hensen (aus Bronn, Thierreich). *1* Augenhöhle (Grube), *2* Stäbchenschicht, *3* Pigmentschicht, *4* Sehzellenschicht, *5* Ganglienzellenschicht, *6* Aeste des Sehnerven.

Fig. 249. **Auge eines Pulmonaten.** *1* Aeussere Cornea, *2* innere Cornea, *3* Körperepithel, *4* Glaskörper, *5* Retina, *6* Ganglion opticum, *7* Sehnerv.

## 2. Augenblasen oder Bläschenaugen.

Die Augenblasen gehen aus Augengruben ontogenetisch (und wohl auch phylogenetisch) dadurch hervor, dass die Ränder der Augengrube

1) Unter den Lamellibranchiern ist diese Augenform am Mantelrande von Lima excavata beobachtet worden.

einander entgegenwachsen und schliesslich verschmelzen. Dadurch wird aus der Grube eine Blase, über welche das äussere Epithel continuirlich hinwegzieht (Fig. 249). Dieses äussere Epithel ist über dem Auge pigmentfrei und wird als äussere Cornea bezeichnet, während die unmittelbar darunter liegende, ebenfalls pigmentfreie Epithelwand der Augenblase als innere Cornea bezeichnet wird. Der ursprüngliche Epithelboden der Augengrube bildet auch hier die Retina. Die Retinazellen besitzen deutliche, gegen die vom Gallertkörper erfüllte Höhle der Augenblase vorragende Stäbchen. Der Augennerv schwillt gewöhnlich, bevor er an die Retina herantritt, zu einem peripheren Ganglion opticum an.

Die Tentakelaugen der meisten Gastropoden, mit Ausnahme jener Diotocardier, welche Grubenaugen besitzen, zeigen den hier beschriebenen einfachen Bau.

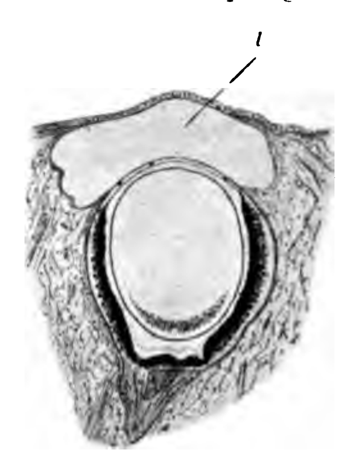



Fig. 250. **Schnitt durch das Auge von Dolium galea zur Demonstration der präcornealen Blutlacune** (*l*), nach WILLEM, 1892.

In vielen Fällen findet sich im Raume zwischen äusserer und innerer Cornea eine mit dem lacunären Gefässsystem zusammenhängende, grössere oder kleinere Blutlacune (präcorneale Lacune), deren physiologische Rolle zweifelhaft ist (Fig. 250).

Die Augen mancher Gastropoden werden secundär wieder rudimentär oder verschwinden ganz, so besonders bei parasitischer, bei grabender Lebensweise, bei im Schlamme wühlenden Thieren, bei Tiefseeformen und bei gewissen pelagischen Schnecken (passiv flottirend).

Experimentell wurde festgestellt, dass die functionelle Fähigkeit der Schneckenaugen eine relativ geringe ist; Landschnecken vermögen die Form der Gegenstände nur auf eine Distanz von wenigen Millimetern zu erkennen, Wasserschnecken scheinen überhaupt nicht im Stande zu sein, Formen wahrzunehmen.

### 3. Das Auge der dibranchiaten Cephalopoden

gehört zu den höchstentwickelten des ganzen Thierreiches. Es ist eine Weiterbildung des Gruben- und des Bläschenauges, und wir haben gesehen, dass das Auge der Tetrabranchiaten (Nautilus) zeitlebens ein Grubenauge bleibt.

In der Ontogenie (Fig. 251) werden diese Stadien durchlaufen. Es bildet sich zunächst eine Augengrube (primäre Augengrube), dann schnürt sich dieselbe zu einer Augenblase (primäre Augenblase) ab, deren innere Wand zur Retina, deren äussere (der inneren Cornea des Bläschenauges entsprechende) Wand zum inneren Corpus epitheliale wird. Dieses embryonale Bläschenauge complicirt sich nun zunächst dadurch, dass die über dem Auge hinwegziehende Haut (äussere Cornea des Bläschenauges) sich in Form eines Ringwalles erhebt und

dann über dem Auge gegen die Axe desselben zu diaphragmaartig vorwächst. Das Diaphragma wird zur Iris, die Oeffnung in demselben zur Pupille. Die zwischen der kreisförmigen Irisbasis sich ausdehnende Haut liegt dem inneren Corpus epitheliale dicht an und wird zum äusseren Corpus epitheliale.

Das innere Corpus epitheliale bildet nach innen, gegen die Höhlung der primären Augenblase zu eine annähernd halbkugelige Linse, ebenso erzeugt das äussere Corpus epitheliale nach aussen, gegen die Pupille zu, eine halbkugelige Linse. Beide Halbkugeln liegen so, dass sie sich annähernd zu einer Kugel ergänzen, an der aber immer die doppelte Zusammensetzung kenntlich bleibt, indem die kugelige Linse in ihrer Aequatorialebene von der Doppellamelle des Corpus epitheliale durchsetzt wird.

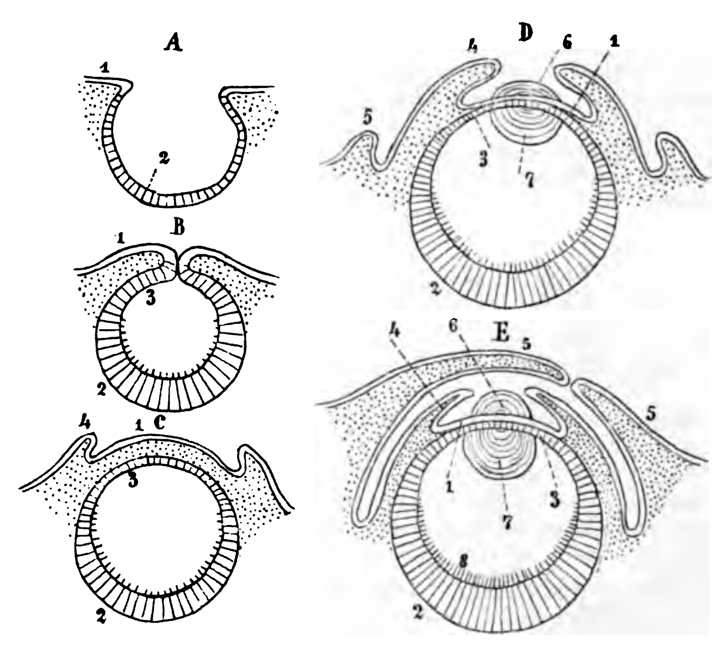



Fig. 251. **Entwickelung des Auges der dibranchiaten Cephalopoden.** *1* Körperepithel, welches zum äusseren Corpus epitheliale wird, *2* innere Wand der Augengrube, welche zur Retina wird, *3* äussere Wand der Augenblase, welche zum inneren Corpus epitheliale wird, *4* Falte, welche die Iris bildet, *5* Falte, welche die secundäre Cornea bildet, *6* vom äusseren, *7* vom inneren Corpus epitheliale erzeugter Linsentheil, *8* Stäbchenschicht der Retina.

Schliesslich wächst über das so gebildete Auge eine neue Ringfalte der Haut hinweg, welche über dem Auge eine neue Augenhöhle bildet. Diese Falte bildet die secundäre Cornea des Dibranchiatenauges, welche also nicht mit der primären Cornea des Bläschenauges verwechselt werden darf, denn letztere ist im Dibranchiatenauge durch das Corpus epitheliale repräsentirt. Bei den meisten Formen gelangt die Ringfalte (Cornea) über dem Auge nicht vollständig zum Verschluss, sondern es bleibt eine Oeffnung übrig, durch welche die vordere Augenkammer mit dem Meerwasser communicirt; diese Oeffnung ist bei

Oegopsiden am weitesten. Bei einigen Formen aber bildet die Ringfalte über dem Auge eine vollständig geschlossene secundäre Cornea. Ueber diese kann endlich (Octopoden) noch eine weitere Hautfalte sich erheben, die als Augenlid functionirt.

Diese entwickelungsgeschichtliche Skizze verschafft einen Einblick in den allgemeinen Aufbau des Dibranchiatenauges. Es mögen nun noch einige ergänzende Bemerkungen über die Structur des erwachsenen Auges folgen (Fig. 252—255).

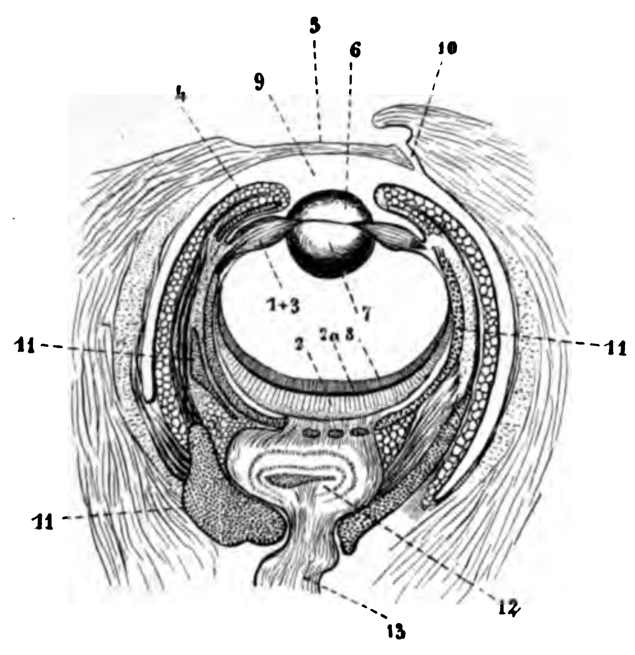



Fig. 252. **Schnitt durch das Auge von Sepia officinalis**, etwas schematisch, nach HENSEN, 1865. *1—8* wie in Fig. 251, *1+3* Corpus epitheliale, *9* vordere Augenkammer, sich bei *10* nach aussen öffnend, *11* knorpelige Augenkapsel, *12* Ganglion opticum = Retinaganglion, *13* Nervus opticus, *2a* Pigmentschicht der Retina. Neben dem Ganglion opticum, rechts und links, der weisse Körper (durch den inneren Theil der polygonalen Felderung angedeutet); vom Vorderrande der knorpeligen Augenkapsel zieht der Accommodationsmuskel ins Corpus ciliare hinein.

1) Retina (Fig. 253—255). Die Retina besteht aus zwei Arten von Zellen, 1) pigmentführenden Seh- oder Stäbchenzellen und 2) Limitans- oder Zwischenzellen (nach neuerer Angabe auch pigmenthaltig). Dadurch, dass die Kerne der Sehzellen in der Retina in einer (mit Bezug auf das Centrum der Augenblase) äusseren, diejenigen der Limitanszellen in einer inneren Schicht liegen, und dadurch, dass zwischen beiden Schichten eine Grenzmembran die Zwischenräume zwischen den Retinazellen durchsetzt, erscheint die Retina scheinbar geschichtet, sie besteht aber in Wirklichkeit aus einer einzigen Zelllage. Die Stäbchen der Retinazellen liegen auf der inneren Seite der Grenzmembran, sind also der Lichtquelle und zugleich der Höhlung der primären Augenblase zugekehrt. Die Retina ist auf ihrer Innenseite von einer homogenen, ziemlich dicken Membrana limitans überzogen.

Ueber die feineren histologischen Einzelheiten, in Betreff derer gegenwärtig die Ansichten noch von einander abweichen, sowie über die am Aufbau des Ganglion opticum betheiligten Elemente, deren Bau und Verbindungsweise mit Hülfe neuerer technischer Untersuchungsmethoden erschlossen wurde, mag man sich in den Originalarbeiten und an den Fig. 253—255 orientieren. Wir heben hier nur hervor, dass die vom Auge kommenden Nervenfasern vor ihrem Eintritt in das zugehörige Ganglion opticum eine Kreuzung erfahren, von der nicht festgestellt ist,

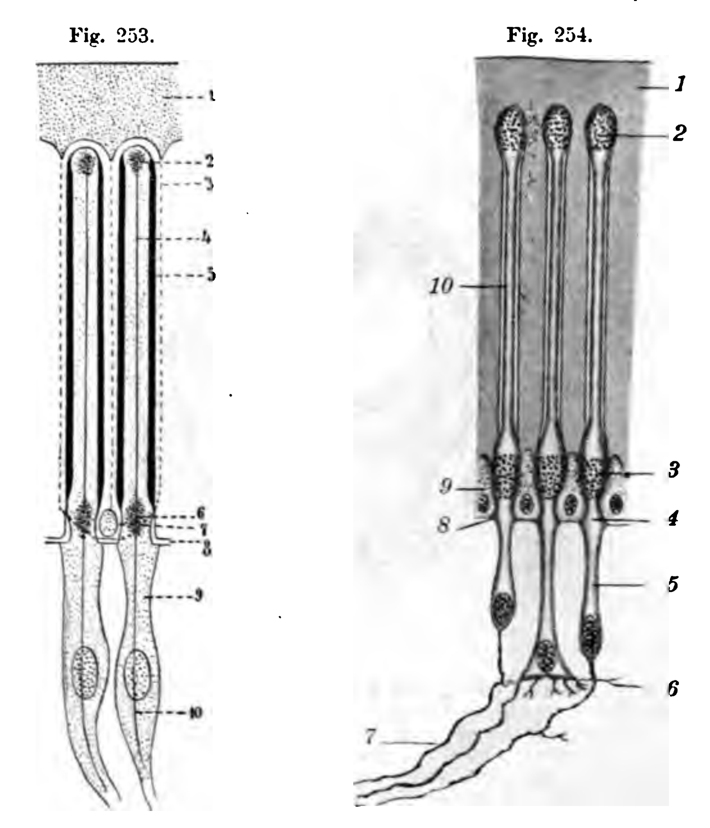



Fig. 253. **Zwei Retinazellen von Cephalopoden,** stark vergrössert, nach GRENACHER, 1884. *1* Membrana limitans, *2* Pigment, *3* Secretfäden, *4* Nervenfaser, *5* Stäbchen, *6* Pigment, *7* Limitanszelle, *8* Grenzmembran, *9* Retinazelle, *10* Nervenfaser.

Fig. 254. **Schema der Sehzellen und Zwischenzellen der Cephalopodennetzhaut,** nach v. LENHOSSÉK, 1894. *1* Homogene Deckmembran, *2* Stäbchenkolben mit Pigment, *3* Stäbchenspindel mit Pigment, *4* Stäbchensockel, *5* Sehzellenkörper, *6* Dendriten der Sehzellen, *7* Nervenfortsätze der Sehzellen, *8* Grenzmembran, *9* indifferente Epithelzellen mit Pigment, *10* Stäbchen mit cuticularer Rinde.

ob sie eine totale ist; ferner, dass die Zellschichten des Ganglion opticum grosse Uebereinstimmung zeigen mit den Schichten der Wirbelthiernetzhaut mit Abzug der Sehzellenschicht, die eben durch die Retina des Cephalopodenauges gegeben ist.

2) Das Auge ist mit Ausnahme der der Körperoberfläche zugekehrten Seite, von einer der Sclera des Wirbelthierauges ähnlichen Knorpel-

kapsel umgeben, welche da, wo sie die Retina bedeckt, zum Durchtritt der Fasern des Sehnerven siebartig durchbrochen ist.

3) Unmittelbar unter dem Knorpelboden der Retina liegt ein sehr grosses Ganglion opticum als ein mächtiger Hirnlappen. Aus ihm entspringen die eben erwähnten, die knorpelige Augenkapsel durch-

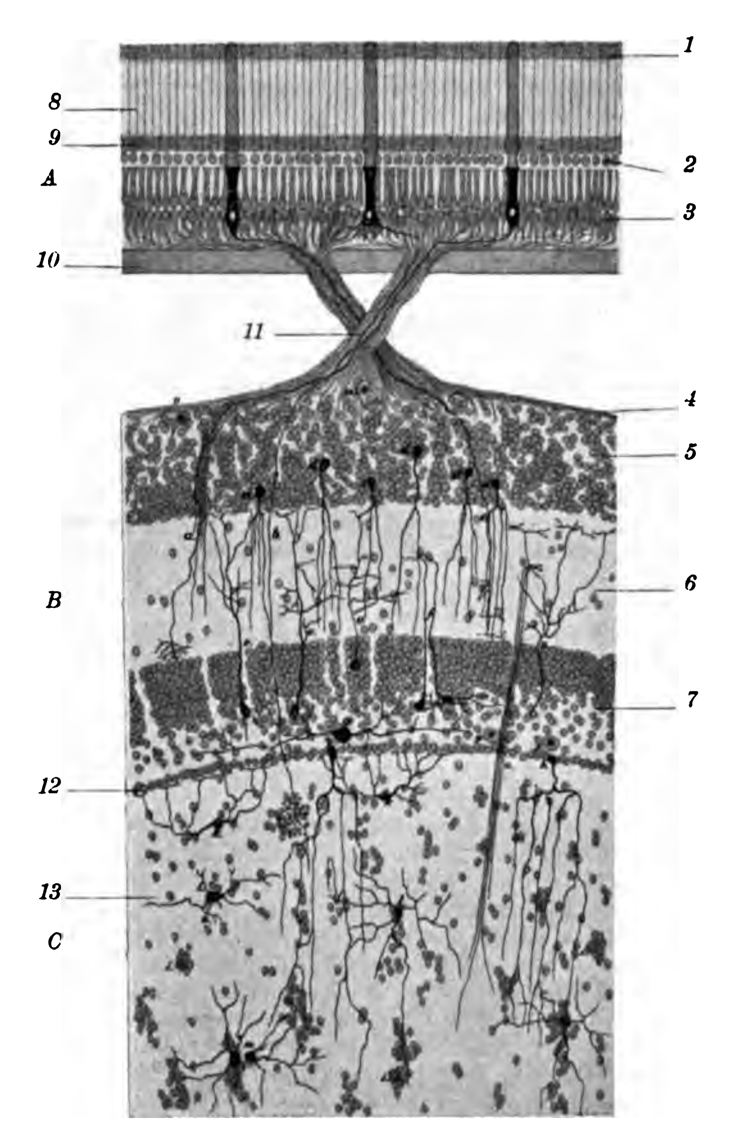



Fig. 255. **Schematische Darstellung des feineren Baues der Netzhaut und des Ganglion opticum von Loligo**, nach KOPSCH, 1899 (Netzhaut nach v. LENHOSSÉK, 1896). *1* Stäbchenkolben mit Pigment, *2* Stützzellen, *3* Körper der Sehzellen, *4* Stäbchenfaserschicht, *5* äussere Körnerschicht, *6* reticuläre Schicht, *7* innere Körnerschicht, *8* Stäbchen, *9* Stäbchenspindel mit Pigment, *10* Skleralknorpel, *11* Stäbchenfaserbündelkreuzung, *12* Palissadenzellenschicht, *13* Zone der regellos-liegenden Ganglienzellen, *A* Netzhaut, *B* Rindenschicht, *C* Markschicht des Ganglion opticum.

setzenden, zur Retina verlaufenden Nervenfasern. Das Ganglion opticum liegt selbst wieder in einer schüsselförmigen Vertiefung des Kopfknorpels, der im Centrum dieser Partie zum Durchtritte des Nervus opticus durchbohrt ist. Der freie Raum zwischen Ganglion und Knorpelwand wird grösstentheils von dem sogen. weissen Körper ausgefüllt, einem Gebilde, dessen Structur an eine Lymphdrüse erinnert, dessen Function aber nicht sicher ermittelt ist.

4) Die beiden Linsenhälften, die übrigens ungleich gross sind (die äussere ist kleiner), bestehen aus homogenen, zwiebelartig übereinander gelagerten Lamellen.

5) Die Höhlung der primären Augenblase (zwischen Retina und Linse) ist von glashell durchsichtiger Flüssigkeit erfüllt.

6) Das Auge der Dibranchiaten ist, ähnlich wie das Fischauge, im Ruhezustande für die Nähe eingestellt; für das Sehen in die Ferne kommt ihm aber die Fähigkeit der Accommodation zu. Gleich wie beim Fischauge erfolgt diese nicht durch Veränderung der Gestalt der Linse, sondern durch Verlagerung der letzteren, durch Annäherung der Linse an die Netzhaut. Die Verschiebung geschieht mit Hülfe eines besonderen ringförmigen Muskels, des Accommodationsmuskels. Dessen Fasern, die (mit Bezug auf das kugelige Auge) meridional verlaufen, setzen sich einerseits am vorderen (äusseren) freien Rande der die innere Hemisphäre des Auges umgebenden Knorpelkapsel und andererseits an das Corpus epitheliale, das ja in die Linse eindringt, an.

Es ist festgestellt, dass, ähnlich wie bei Arthropoden und Vertebraten, die Pigmentkörner der Stäbchenzellen sich verlagern können, indem sie sich in der Dunkelheit an die Basis, im Lichte an das freie Ende der Zelle begeben.

### 4. Die Rückenaugen der Oncidiidae und die Augen des Mantelrandes von Pecten (Fig. 256) und Spondylus.

Man hat diese Augen als nach dem Typus der Wirbelthieraugen gebaute bezeichnet, weil bei ihnen die Stäbchen der Retina gegen das Innere des Körpers gerichtet, also von der Lichtquelle abgewendet sind.

Sie gehören in die Kategorie der Bläschenaugen. Aber es ist hier die äussere, der Lichtquelle zugekehrte Wandung der Augenblase, welche zur Retina wird, während die innere (bei den anderen Molluskenaugen als Retina entwickelte) Wand ein Pigmentepithel darstellt. Zugleich ist die äussere oder Retinawand gegen die innere oder Pigmentwand eingestülpt, wie bei der Gastrulabildung durch Invagination das Entoderm gegen das Ectoderm. Die Folge davon ist, dass die bei den anderen Molluskenaugen vom Gallertkörper (Linse) erfüllte Höhlung der Augenblase verschwindet und die Augenblase selbst zu einem flachen, aber dickwandigen Teller (Pecten) oder Becher (Oncidiidae) wird, dessen Wandung aus Pigmentschicht und Retina besteht. Das über das Auge hinwegziehende Körperepithel ist über dem Auge pigmentlos, durchsichtig und wird hier zur Cornea. Unter der Cornea, in dem Augenbecher oder auf dem Augenteller liegt eine zellige Linse, die beim Rückenauge der Oncidiiden aus wenigen (5) grossen Zellen, beim Mantelauge von Pecten und Spondylus aus sehr zahlreichen Zellen besteht. Der Modus ihrer Entwickelung ist nicht sicher bekannt: nach einer Angabe soll sie beim Pectenauge aus mesoder-

malen Elementen gebildet werden, wahrscheinlicher ist, dass sie aus einer Verdickung oder Einstülpung des embryonalen Ectoderms, welches das Auge überzieht, hervorgeht.

Bei den Oncidiiden durchsetzt der Sehnerv die Wand des Augenbechers (ähnlich wie beim Wirbelthierauge), um sich auf der (mit Bezug auf das Centrum der Augenblase) inneren Oberfläche der Retina auszubreiten und die Retinazellen zu innerviren.

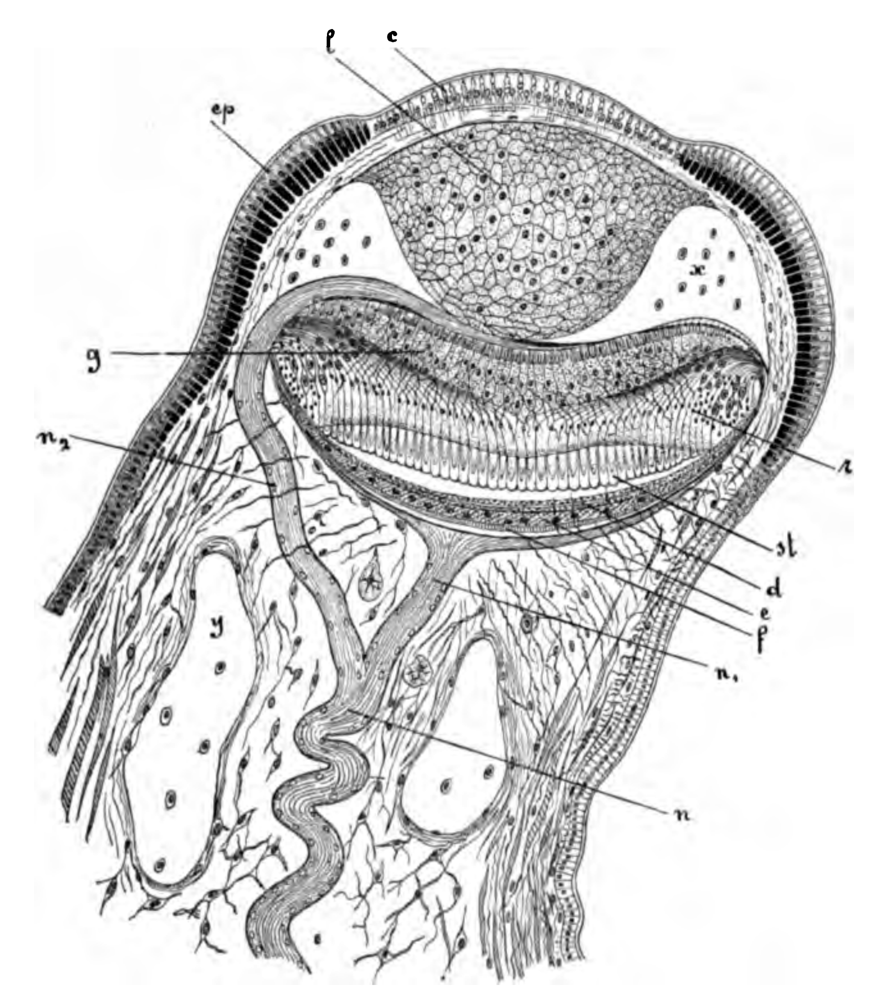



Fig. 256. **Schnitt durch das Auge von Pecten,** nach PATTEN, 1886. *c* Cornea, *l* Linse, *ep* pigmentirtes Körperepithel, *g* Ganglienzellenschicht, *r* Retina, *st* Stäbchenschicht der Retina, *d* Tapetum, *e* Pigmentepithel, *f* Sclerotica, *n* Nervus opticus, $n_1$ und $n_2$ seine beiden Aeste, *x* Blutkörperchen, *y* Blutsinus.

Bei Pecten theilt sich der zu jedem Auge gehende, vom Mantelrandnerven stammende Sehnerv in nächster Nähe des Auges in 2 Aeste. Der eine tritt an den Boden des Augentellers und löst sich hier in seine Fasern auf, welche, nach allen Seiten ausstrahlend, den Rand des Tellers

erreichen, um hier, nach innen gegen die Retina umbiegend, einen Theil der Retinazellen zu innerviren. Der andere Ast verläuft direct bis an eine Stelle des Tellerrandes, um hier rechtwinklig umzubiegen und einen anderen Theil der Retinazellen mit seinen Fasern zu versorgen. Die Fasern dieses Astes verbinden sich aber nicht direct mit den Retina- oder Stäbchenzellen, vielmehr ist zwischen beide eine Schicht von Ganglienzellen, die mit einander anastomosiren, eingeschaltet. Zwischen Pigmentschicht und Stäbchenschicht der Retina findet sich ein Tapetum lucidum, welches dem Pectenauge seinen metallischen Glanz verleiht.

Die Rückenaugen der Oncidiidae finden sich bei der grossen Mehrzahl der hierher gehörigen Formen. Sie liegen fast immer an der Spitze jener contractilen Papillen, welche das Rückenintegument dieser merkwürdigen Pulmonaten tragen kann. Hier treten sie bald einzeln, bald in Gruppen von 2—4 Augen auf. Daneben kommen noch die beiden normalen Kopfaugen der Gastropoden vor.

Die Mantelaugen der Muscheln Pecten und Spondylus finden sich in grösserer Anzahl am Mantelrande dieser Thiere, zwischen den längeren Tentakeln, auf der Spitze kurzer Tentakel. Die Stäbchen der Pectenretina besitzen im frischen Zustande eine sehr vergängliche, rothe Färbung (Sehpurpur ?).

---

## Die Augen von Cardium muticum.

Auch bei Cardium muticum sind Augen nachgewiesen worden, die an der Spitze von Tentakeln sitzen, welche in grosser Zahl, gegen 100, die Mündungen der Siphonen umgeben. Sie sind im wesentlichen nach demselben Schema gebaut wie die Augen von Pecten (Fig. 257), unterscheiden sich aber dadurch, dass ein äusseres Pigmentepithel, die Fortsetzung der Cornea beim Pectenauge, fehlt und dass dafür die innere Pigmentschicht stark entwickelt ist; eine mit der Retina verbundene Ganglienzellschicht fehlt. Zwischen Retina und Pigmentschicht ist ausser dem hier nicht aus Zellen aufgebauten Tapetum noch eine Zelllage, Chorioidea, eingeschaltet, welche das Tapetum absondern soll. Der Zutritt des Nerven zum Auge geschieht wie bei Pecten durch 2 Aeste. Ein wesentlicher Unterschied würde sich in der Entwickelung dieser Augen von Cardium gegenüber jenen von Pecten und Spondylus darin bieten, dass die Pigmentschicht nicht eine ectodermale, sondern eine mesodermale Bildung darstellt. Die Entwickelung ist übrigens nur beim erwachsenen Thiere, wo sich fortwährend noch Augen neubilden, verfolgt worden. Die Linse entsteht wie die Retina und Chorioidea als Wucherung epidermaler Zellen, die zunächst eine kleine Einstülpung bilden.

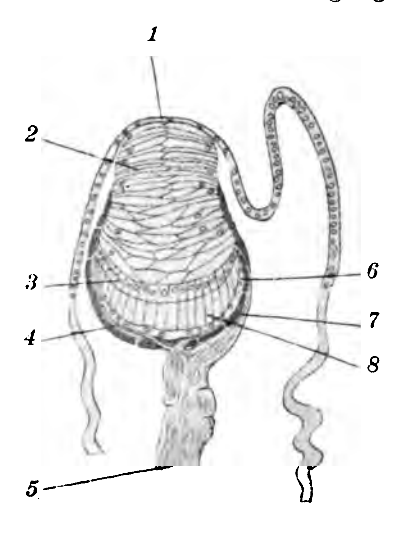



Fig. 257. **Schnitt durch das Auge von Cardium muticum,** nach KISHINOUYE, 1894. *1* Cornea, *2* Linse, *3* Retina, *4* Tapetum, *5* Opticus, *6* Chorioidea, *7* Pigment, *8* Stäbchen.

### 5. Die Schalenaugen der Chitonen

sind schon p. 260 erwähnt worden.

### 6. Die zusammengesetzten oder Fächeraugen von Arca (Fig. 258) und Pectunculus.

Sie finden sich in grosser Anzahl am Mantelrande dieser Muscheln und sind epitheliale Organe, die ihrem Baue nach keineswegs mit den Sehwerkzeugen anderer Mollusken, vielmehr eher mit gewissen einfachen Arthropodenaugen übereinstimmen.

Sie haben die Gestalt einer nach aussen vorgewölbten Schale. Die einschichtige Epithelwand der Schale setzt sich an ihrem Rande in das umgebende Mantelepithel fort. Auf einem Schnitte erscheinen die sie zusammensetzenden Elemente fächerförmig angeordnet (daher auch der Name Fächerauge). Diese Elemente sind dreierlei Art: 1) Conische Sehzellen, deren Basis nach aussen gerichtet ist. 2) Jede dieser Sehzellen ist umgeben von einer Scheide von 6 cylindrischen Pigmentzellen. Man kann jede Gruppe von einer Sehzelle und von umgebenden Pigmentzellen als ein Einzelauge, ein Ommatidium von einfachstem Bau betrachten, als ein Ommatidium, an welchem die Retinula durch eine einzige Sehzelle repräsentirt wäre. 3) Zwischen den Ommatidien stehen schlanke, fast fadenförmige „Füllzellen“.

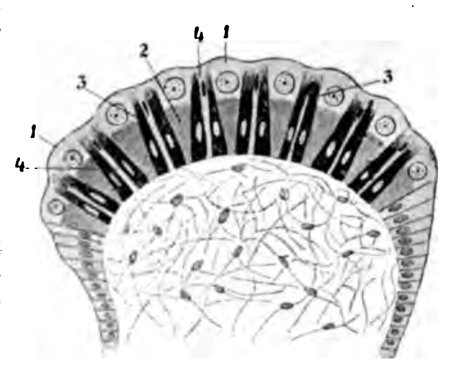



Fig. 258. **Schnitt durch das Auge von Arca barbata**, nach den Angaben und Figuren von RAWITZ, 1890, gezeichnet. *1* Retinazellen mit stäbchenähnlichem Körper *2*, *3* Pigmentzellen, *4* schlanke Füll- oder interstitielle Zellen.

### 7. Verkümmern der Kopfaugen.

Es wird in der neuesten Zeit immer wahrscheinlicher, dass die Kopfaugen der verschiedenen Mollusken homologe Gebilde sind und dass sie von Haus aus allen Mollusken zukommen. Sie können aber unter bestimmten biologischen Verhältnissen rudimentär werden und auch ganz verschwinden, so namentlich bei Schlammthieren und Bohrmollusken, bei Mollusken der Tiefsee, bei parasitischen Mollusken. Auch die Lamellibranchier und Chitonen (?) besitzen vorübergehend auf Entwickelungsstadien Kopfaugen, die aber später ganz verschwinden, da sie, von der Schale bedeckt, nutzlos werden. Sie können durch an geeigneteren Stellen neu auftretende Sehorgane ersetzt werden: Augen am Mantelrande gewisser Muscheln, Schalenaugen der Chitonen.

Neuerdings ist jedoch nachgewiesen worden, dass in einzelnen Fällen diese larvalen Augen sich bei Lamellibranchiern auch beim erwachsenen Thiere erhalten (Mytilidae, Avicula) und an der Basis des absteigenden Schenkels des ersten Kiemenfilamentes des inneren Kiemenblattes sich finden.

## Anhang zum Abschnitt Sinnesorgane.

### Leuchtorgane bei Cephalopoden.

Bei einigen dibranchiaten Cephalopoden (Histioteuthis, Histiopsis, Calliteuthis), die in der Tiefsee leben, kommen, über den ganzen Körper zerstreut, Gebilde vor, die als Leucht- oder Phosphorescenzorgane gedeutet werden.

Fig. 259. Fig. 260.

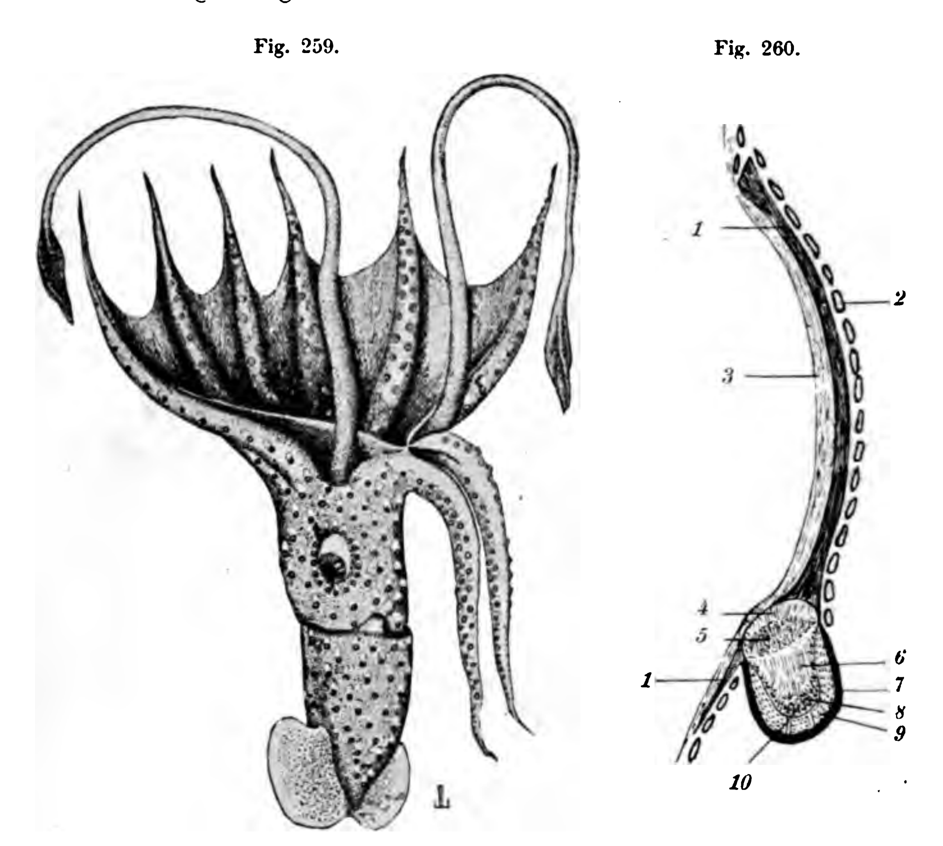



Fig. 259. **Histioteuthis Bonelliana**, nach JOUBIN, 1894 (Reproduction einer Figur aus Férussac et d'Orbigny). Man sieht die Leuchtorgane zerstreut am Mantel, Kopf und an der Aussenseite der Arme.

Fig. 260. **Medianer Längsschnitt durch das Leuchtorgan von Histioteuthis Rüppellii**, nach JOUBIN, 1893. *1* Spiegel, *2* Chromatophoren, *3* Epidermis, *4* concav-convexe Linse, *5* biconvexe Linse, *6* Krystallkegel, *7* schwarzer Schirm, *8* photogene Schicht, *9* Reflector, *10* Nerv.

Ueber den Bau dieser Organe, die in neuerer Zeit genauer untersucht wurden, sei hier nur soviel gesagt, dass sie sich zusammensetzen aus einer photogenen Schicht, in die Nervenfasern eintreten. und verschiedenen lichtbrechenden oder reflectirenden Theilen. Näheres siehe an Fig. 260. Die Gebilde zeigen in der That ziemliche Uebereinstimmung mit den Leuchtorganen gewisser Krebse, bei denen die phosphorescirende Wirkung der entsprechenden Theile sicher nachgewiesen ist.

Zweifelhafter ist die Function gewisser Einrichtungen, die bis jetzt bei einigen Chiroteuthisarten beschrieben wurden und im Wesentlichen Modificationen von Chromatophoren darstellen. Es sind kugelige Gebilde, die zerstreut in der Haut der Hinterseite des Eingeweidesackes und der Flossen liegen und aus einer grossen linsenförmigen Chromatophore bestehen, an die die Verästelungen eines Nerven herantreten. Unter der Chromatophore finden sich grosse Zellen, welche die Hauptmasse des

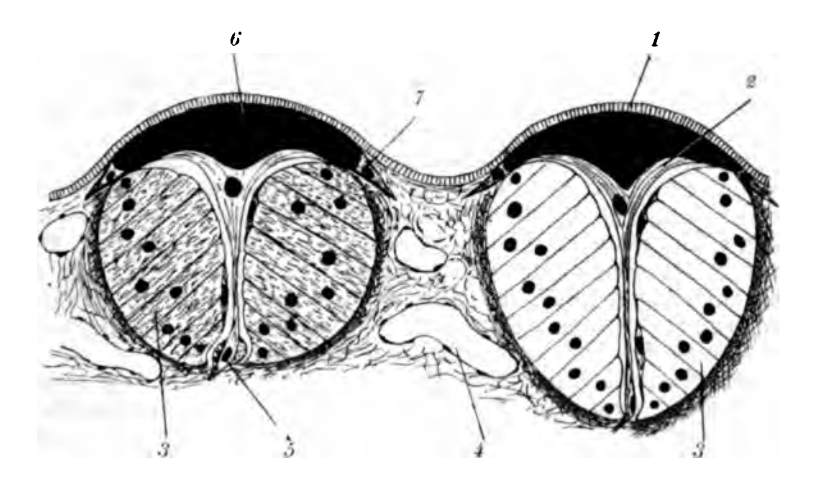



Fig. 261. **Halbschematische Schnitte durch die thermoscopischen Augen von Chiroteuthis Bomplandi (Ch. Grimaldii)**, nach JOUBIN, 1893. Links die gewöhnliche, sphärische Form, rechts eine etwas abweichende, ovoide Form. *1* Epidermis, *2* Nerv, *3* transparente Zellen, *4* Blutgefäss, *5* Nervenzelle, *6* linsenförmige Chromatophore, *7* radiäre Fasern.

ganzen Apparates bilden (Fig. 261). Es ist die Ansicht geäussert worden, dass es sich hier um Einrichtungen handle, welche Wärmestrahlen des Spectrums zu percipiren vermögen; daher werden die Organe als „thermoscopische Augen" bezeichnet.

Abralia und Enoplotheutis besitzen Integumentgebilde, deren Bau zum Theil mit dem jener Leuchtorgane, zum Theil mit dem dieser thermoscopischen Augen übereinstimmt.

## XVI. Der Darmkanal.

Der Darmkanal ist bei allen Mollusken wohlentwickelt und zerfällt in aufeinander folgende Abschnitte, als da sind: 1) Mundhöhle; 2) Pharynx oder Schlundkopf; 3) Oesophagus oder Vorderdarm; 4) Mitteldarm mit Magen; 5) Rectum oder Enddarm, mit dem After nach aussen mündend. Ursprünglich liegt der Mund am Vorderende, der After am Hinterende oder an der Hinterseite des Körpers, letzterer in der Mantelfurche oder Mantelhöhle. Ueberall verharrt der Mund in der ursprünglichen Lage, während der After bei den Gastropoden als Centrum des Pallialcomplexes die ursprünglich hinterständige Lage verlässt und auf der rechten (seltener auf der

linken) Seite sich in der Mantelfurche mehr oder weniger weit nach vorn verschiebt.

Wo der Körper dorsalwärts zu dem Eingeweidesack auswächst, derart, dass die Längsaxe gegenüber der dorsoventralen Axe verkürzt erscheint, wie dies bei vielen Gastropoden, den Cephalopoden und Dentalium der Fall ist, tritt zum mindesten der Mitteldarm mit seiner Anhangsdrüse, der sog. Leber in diesen Eingeweidesack empor, diesen zum grössten Theil ausfüllend. Der Darm bildet dementsprechend bei diesen Thieren eine dorsale Schlinge mit einem vom Vorderdarm aufsteigenden und einem zum After absteigenden Schenkel. Der letztere biegt bei den Gastropoden, wo die Afteröffnung mehr oder weniger weit nach vorn verschoben ist, auf der rechten (selten auf der linken) Seite nach vorn um, um den After zu erreichen.

Abgesehen von dieser Hauptschlinge, die durch die Ausbildung des Eingeweidesackes und zum Theil durch die Verschiebung des Pallialcomplexes bedingt wird, bildet der Darm bei fast allen Mollusken noch secundäre Schlingen oder Windungen, wodurch er sich verlängert. Diese Schlingen finden sich ganz vorwiegend an dem auf den Magen folgenden, röhrenförmigen Theil des Mitteldarmes. Sie sind im allgemeinen bei Pflanzenfressern am stärksten ausgesprochen und bedingen eine grössere Länge des Darmes als bei den Carnivoren.

In den Magenabschnitt des Mitteldarmes der Mollusken mündet eine fast immer voluminöse Verdauungsdrüse, die gewöhnlich als Leber bezeichnet wird. Functionell stimmt diese Mitteldarmdrüse nicht oder nur zum geringsten Theil mit der Leber der Wirbelthiere, eher mit dem Pancreas überein. Sie vereinigt vielleicht die Functionen der verschiedenen specialisirten Verdauungsdrüsen der Vertebraten.

Ein durchgreifender Unterschied zwischen Lamellibranchiern einerseits und allen übrigen Mollusken andererseits besteht darin, dass bei letzteren der vordere, auf die Mundhöhle folgende Abschnitt des Vorderdarmes als musculöser Pharynx (Schlundkopf, Buccalmasse) entwickelt ist und an seinem Boden auf einem verschiebbaren Zungenwulst eine Reibplatte, Radula, trägt, die mit zahlreichen, harten, wohl aus Conchin oder Chitin bestehenden Zähnen besetzt ist. Diese Zunge dient meist zum Zerkleinern der Nahrung, gelegentlich aber auch zum Packen, Festhalten und Verschlucken der Beute. Den Lamellibranchiern fehlt ein dermaassen bewaffneter Pharynx durchaus. Sie werden deshalb auch als Aglossa allen übrigen Mollusken, den Glossophora, gegenübergestellt.

In der Mundhöhle der Glossophora finden sich fast immer harte Kiefer aus Conchin in verschiedener Zahl und Anordnung. Solche Kiefer fehlen bei allen Lamellibranchiern.

In den Pharynx der Glossophora münden ein oder zwei Paar Drüsen, die gewöhnlich als Speicheldrüsen (Buccaldrüsen) bezeichnet werden, obschon sie physiologisch nicht oder nur wenig den gleichnamigen Drüsen der Vertebraten entsprechen. Auch in die Mundhöhle können Drüsen münden. Die Lamellibranchier besitzen keine Speicheldrüsen.

Das Fehlen des Pharynx, der Zunge, der Kiefer und der Speicheldrüsen bei den Lamellibranchiern ist auf Rechnung ihrer Lebensweise zu setzen. Die Muscheln suchen ihre Nahrung nicht direct auf, sie sind zum Theil festsitzende Thiere, zum Theil Thiere, die sich nach

Art festsitzender ernähren, indem sie durch Wimperbewegung die im einströmenden Athemwasser suspendirten kleinen Körperchen (kleinste Thierchen, mikroskopische Algen, Detrituspartikelchen) dem Munde zuführen. Die fein zertheilte Nahrung braucht nicht noch erst erfasst und zerkleinert zu werden.

In analoger Weise macht sich bei den Muscheln auch äusserlich der Einfluss der Lebensweise geltend, indem bei diesen ein Kopfabschnitt mit Tentakeln und Augen fehlt: Aglossa = Acephala, Glossophora = Cephalophora.

Mit dem letzten Theil des Enddarms steht bei einigen Gastropoden (Murex, Purpura etc.) und bei Dentalium eine Analdrüse, bei den Cephalopoden (excl. Nautilus) die Farbdrüse (der sogenannte Tintenbeutel) in Verbindung.

Der Darmkanal der Mollusken verläuft durch die primäre und oft auch durch die secundäre Leibeshöhle, in verschiedener Weise durch bindegewebige Fasern oder Bänder befestigt. Seine Wandung besteht aus einem inneren, meist über weite Strecken flimmernden Epithel, einer äusseren Muskelschicht, in welcher Längs- und Ringfasern nicht immer deutlich zu Schichten angeordnet sind, und einer den Darm gegen die primäre Leibeshöhle zu überziehenden bindegewebigen Hülle.

Der Pharynx und vielleicht hie und da auch ein Theil des Oesophagus, ferner ein jedenfalls immer sehr kurzes Stück des Enddarmes entstehen ontogenetisch aus dem ectodermalen Stomodaeum resp. Proctodaeum. Doch ist man über die genauen Grenzen der entodermalen und ectodermalen Darmabschnitte nur wenig orientirt.

### A. Mundhöhle, Schnauze, Rüssel.

Der Darmkanal beginnt mit einer von verschieden gestalteten Lippen begrenzten Mundöffnung und führt bei vielen Glossophoren, so bei fast allen Gastropoden, in eine von den Lippen überdachte Vorhöhle, die von einer Fortsetzung der Leibeswand des Kopfes ausgekleidet ist. An den Lippen sind nicht selten (manche Opisthobranchier, einige Prosobranchier) die Hautdrüsen als Lippendrüsen stärker entwickelt. Indem die Lippen auseinanderweichen, kann der Mund mancher Schnecken saugnapfähnlich fremde Körper, die zur Nahrung dienen, festhalten.

Bei kurzer Schnauze ist dieselbe einfach contractil. Dieses ist der Fall bei den Chitonen, den Diotocardiern, den meisten pflanzenfressenden Tänioglossen, vielen Pulmonaten und Nudibranchiern. Dabei ist meist die Umgebung des Mundes stärker contractil, so dass bei erfolgender Contraction der Mund etwas zurückgezogen wird, an den Grund einer Vertiefung zu liegen kommt. Eine Steigerung dieses Verhaltens bei gleichzeitiger Verlängerung der Schnauze führt zur Bildung der retractilen, einziehbaren oder rüsselförmigen Schnauze (Uebergangsformen: manche Tectibranchier, Chenopidae, Calyptraeidae, Strombidae). Kann die Schnauze von ihrer Spitze, d. h. von der Mundöffnung an in die Kopfhöhle zurückgestülpt werden, wo dann der Mund im Grunde der eingestülpten Schnauze liegt, so spricht man von einem acrembolischen Rüssel (Cypraeidae, Lamellariidae, Naticidae, Scalariidae, Solariidae, Pyramidellidae, Eulimidae).

Endlich kommt es bei manchen räuberischen Prosobranchiern (Tritonidae, Doliidae, Cassididae, Rhachiglossa und einige Toxiglossa) zur Bildung eines langen, oft sehr langen Rüssels (Fig. 262 und 263), welcher in einer besonderen Rüsselscheide eingeschlossen ist, die

selbst wieder in der Höhle des oft schnauzenförmig verlängerten Kopfes liegt und sich sogar noch weiter nach hinten in die Rumpfhöhle erstrecken kann. Am freien Vorderende des cylindrischen Rüssels liegt die Mundöffnung, und wir haben uns vorzustellen, dass der Rüssel mitsammt seiner Scheide eine ausserordentlich verlängerte Schnauze darstellt, die aber an ihrer Basis in dauernder Weise in sich selbst eingestülpt ist, so dass ein proximaler Theil der Schnauze die dauernde Rüsselscheide, der distale Theil mit der terminalen Mundöffnung den Rüssel bildet. Diese beiden Theile sind nicht aus- und nicht einstülpbar, nur eine zwischen ihnen liegende Zone wird beim Einziehen des Rüssels in die Leibeshöhle zurückgestülpt und bildet dann eine vergängliche hintere Verlängerung der

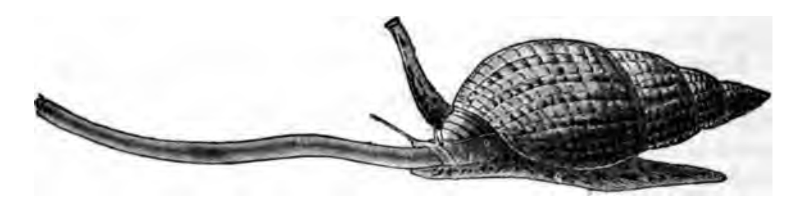


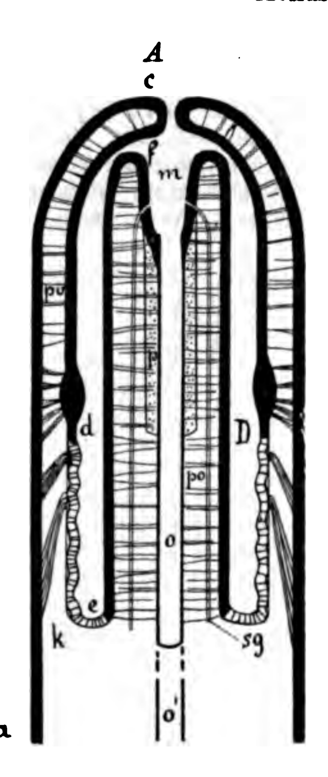
Fig. 262. **Nassa reticulata**, nach OSWALD, 1893. Rüssel und Sipho ausgestreckt.

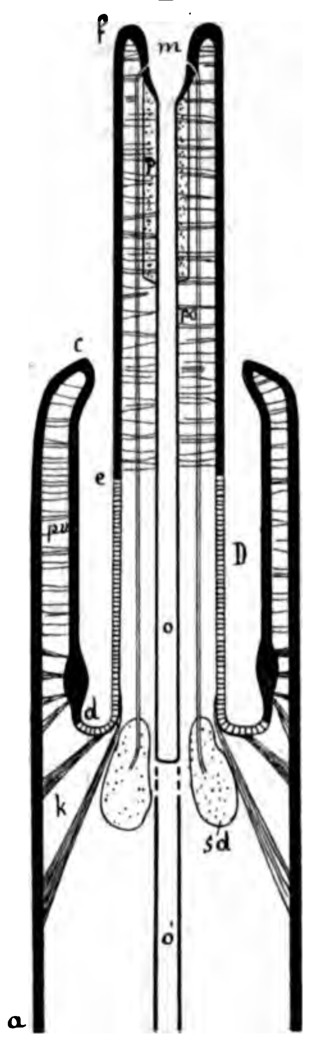
Rüsselscheide, während die nämliche Region beim Vorstrecken des Rüssels umgekrempelt wird und am vorgestreckten Rüssel die Basalpartie desselben bildet. Die dauernde Rüsselscheide ist nämlich mit der Leibeswand des Kopfes, in dem sie liegt, durch radiär angeordnete Muskelfasern verbunden, die eine Ausstülpung derselben unmöglich machen, und die Wand des dauernden Theiles des Rüssels ist durch Bänder oder Muskeln mit dem in ihm liegenden Oesophagus verbunden, so dass dieser Theil des Rüssels nicht eingestülpt werden und der Mund niemals an den Grund der Rüsselscheide zu liegen kommen kann. Diese Form des Rüssels wird als pleurembolischer Rüssel bezeichnet.

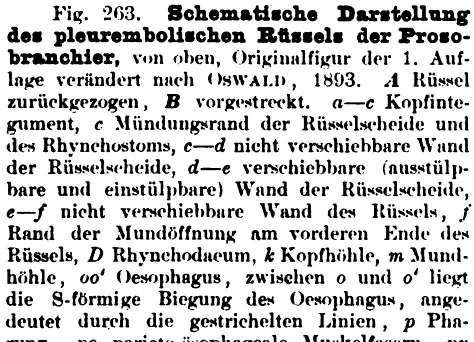
Wir beobachten also bei zurückgezogenem Rüssel am Vorderende der Schnauze oder des Kopfes eine Oeffnung, welche nicht die Mundöffnung ist, sondern die Mündung der Rüsselscheide, das Rhynchostom. Der Hohlraum zwischen Rüsselscheide und eigentlichem Rüssel wird Rhynchodaeum genannt. Wird nun der Rüssel vorgestreckt, so tritt er, mit der wahren Mundöffnung an seiner Spitze, aus der Mündung der Rüsselscheide hervor frei zu Tage.

Der Rüssel wird also, wie erwähnt, vom Oesophagus durchzogen; dieser biegt am hinteren Ende des Rüssels nach unten um, verläuft dann wieder nach vorn, um, nachdem er den Schlundring passirt hat, durch eine zweite Biegung nach hinten zu ziehen. Auch bei vollständig vorgestrecktem Rüssel bleibt diese S-förmige Schlinge des Oesophagus grösstentheils erhalten.

Die Ausstülpung des Rüssels erfolgt sowohl durch den Andrang der Leibeshöhlenflüssigkeit, als auch durch die Contraction der Ringmusculatur des ausstülpbaren Theiles der Rüsselscheide; ein besonders stark entwickelter Ringmuskel an der Grenze des ausstülpbaren und nicht ausstülpbaren Abschnittes der Scheide kommt dabei vor allem in Betracht; er verhindert zugleich das Zurückfliessen der Leibeshöhlenflüssigkeit aus dem Rüsselinnern in die Körperhöhle.





Fig. 263. **Schematische Darstellung des pleurembolischen Rüssels der Prosobranchier,** von oben, Originalfigur der 1. Auflage verändert nach OSWALD, 1893. *A* Rüssel zurückgezogen, *B* vorgestreckt. *a*—*c* Kopfintegument, *c* Mündungsrand der Rüsselscheide und des Rhynchostoms, *c*—*d* nicht verschiebbare Wand der Rüsselscheide, *d*—*e* verschiebbare (ausstülpbare und einstülpbare) Wand der Rüsselscheide, *e*—*f* nicht verschiebbare Wand des Rüssels, *f* Rand der Mundöffnung am vorderen Ende des Rüssels, *D* Rhynchodaeum, *k* Kopfhöhle, *m* Mundhöhle, *oo'* Oesophagus, zwischen *o* und *o'* liegt die S-förmige Biegung des Oesophagus, angedeutet durch die gestrichelten Linien, *p* Pharynx, *po* parieto-ösophageale Muskelfasern, *pv* parieto-vaginale Muskelfasern, *sg* Ausführungsgänge der Speicheldrüsen, *sd* Speicheldrüsen.

Der nicht umstülpbare Theil des Rüssels wird nicht nur um die Länge der sich umkrempelnden Theile der Scheide nach vorn verschoben, sondern seine eigene Wand dehnt sich zugleich noch aus, was deshalb möglich ist, weil bei eingezogenem Rüssel sowohl die Wand der Rüsselbasis wie die der umstülpbaren Scheide in zahlreiche Ringfalten gelegt ist. Die Einstülpung erfolgt durch Contraction von Längsmuskeln in der ganzen Ausdehnung des Rüssels und speciell der zu besonderen Retractoren umgewandelten Muskeln, die sich einerseits an die Leibeswand, andererseits an die einstülpbare Partie des Rüssels anheften.

Die verschiedenartigen Umgestaltungen, welche das Vorderende des Darmkanals und damit im Zusammenhange das vordere Körperende bei

den prosobranchiaten Gastropoden erfährt, fallen unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt. Es herrscht von den niederen Formen, den Diotocardiern weg aufwärts das Bestreben, diese vorderste Körperpartie zu verlängern. Eine solche Verlängerung kann sich auf die vor den Tentakeln gelegene Partie des Kopfes oder der Schnauze beschränken, und sie führt alsdann zur Bildung der rüsselförmigen Schnauze, des acrembolischen und des pleurembolischen Rüssels, Formationen, die wir

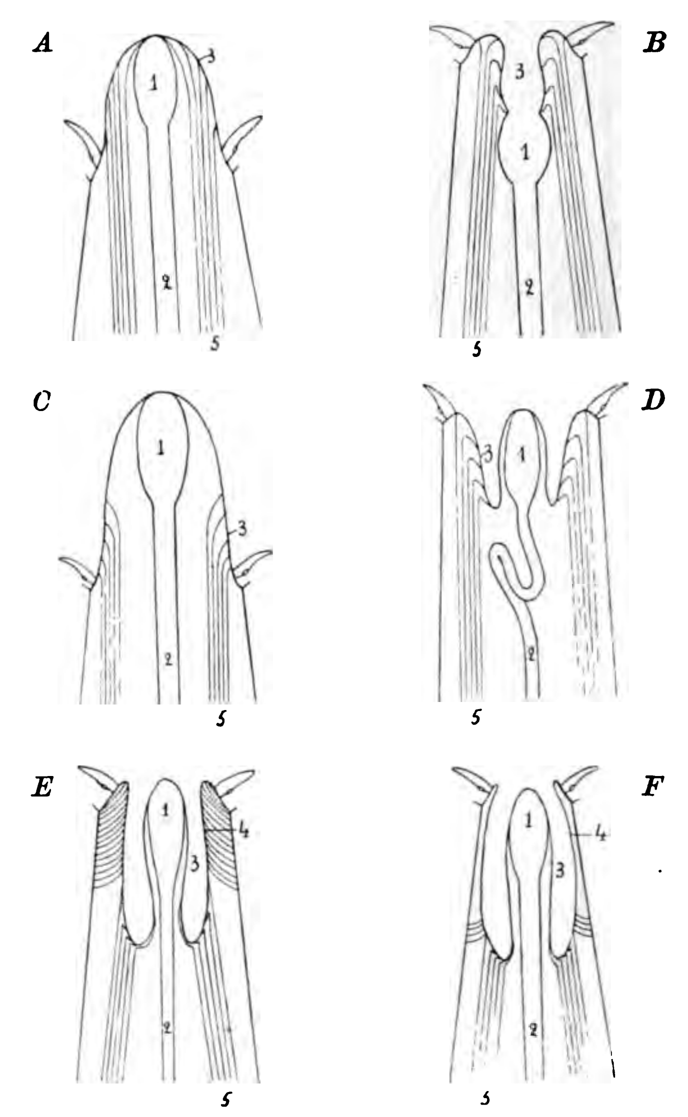



Fig. 264. **Schematische Darstellung einiger Rüsselformen von Prosobranchiern**, nach AMAUDRUT, 1898. ***A*** Acrembolischer Rüssel von Cypraea, ausgestülpt. ***B*** derselbe eingestülpt, ***C*** pleurembolischer Rüssel von Murex brandaris, vorgestreckt, ***D*** derselbe zurückgezogen, ***E*** pleurembolischer Rüssel von Ranella, zurückgezogen, ***F*** pleurembolischer Rüssel von Buccinum, zurückgezogen. *1* Pharynx. *2* Oesophagus. *3* Rüssel, in ***C*** und ***D*** speciell den Theil, der zur Rüsselscheide wird, bezeichnend, *4* dauernde Rüsselscheide. *5* Retractoren. Vergleiche auch den Text.

eben betrachtet haben. Sie kann aber auch die hinter den Tentakeln gelegene Kopfpartie betreffen, und sie schiebt in dem Falle den ganzen Kopf vom vorderen Mantelrande weg nach vorn. Bei sehr hoch specialisirten Prosobranchiern führt eine derartige posttentaculäre Verlängerung in Verbindung mit einer prätentaculären zur Bildung einer besonderen Rüsselform, die wir noch zu untersuchen haben (Rüssel der Coniden, Terebriden u. s. w.). Rüsselförmige Schnauze, acrembolischer und pleurembolischer Rüssel stehen nicht isolirt da, sondern zahlreiche Zwischenformen vermitteln von einer Bildung zur anderen. Sind bei der rüsselförmigen Schnauze noch keine besonderen Retractoren vorhanden, so haben sich beim acrembolischen Rüssel solche aus der Längsmusculatur der Leibeswand des Kopfes herausgelöst und durchziehen frei die Kopfhöhle (Fig. 264 A und B). Folgen nun diese Retractoren einer weiteren prätentaculären Verlängerung der Schnauze nicht, so dass sie in Folge dessen nicht an deren Spitze, sondern weiter hinten, in der Nähe der Tentakel ansetzen, so ist eine solche Schnauze oder Rüssel nicht mehr von der Spitze an, sondern von der Basis aus einstülpbar und der eigentliche Rüssel kommt ins Innere einer Scheide zu liegen: pleurembolischer Rüssel der Muriciden und Purpuriden (Fig. 264 C und D). Die weitere Differenzierung führt schliesslich dahin, dass der proximale Theil dieser Rüssselscheide sich mit der Leibeswand des Kopfes fest verbindet und so zu einer dauernden Rüsselscheide wird, die weder aus- noch einstülpbar ist. Diese höchst entwickelte Form des pleurembolischen Rüssels haben wir oben ausführlich geschildert (siehe auch Fig. 264 E und F).

Ein etwas abweichend gebauter Rüsselapparat kommt den Coniden und Terebriden unter den Toxiglossen, sowie in weniger stark ausgeprägter Weise auch gewissen Tänioglossen (Cassis, Cassidaria, Dolium, Pirula) zu. Der eigentliche Rüssel liegt hier im Innern eines Rohres, das durch die stark verlängerte posttentaculäre Partie des Kopfes gebildet wird (Fig. 265). Man denke sich, um an das uns bereits bekannte Verhalten des pleurembolischen Rüssels anzuknüpfen, bei letzterem die Leibeswand des Kopfes und die mit derselben verbundene dauernde Rüsselscheide weit nach vorn ausgezogen. Die Bildung einer solchen röhren-

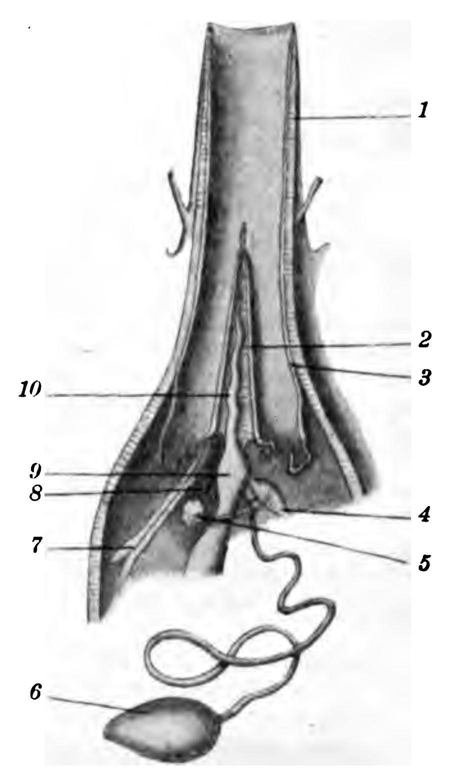



Fig. 265. **Rüssel von Terebra spec.**, nach AMAUDRUT, 1898. *1* Rohr, das den eigentlichen Rüssel umgiebt (trocart), ausgestülpt, *2* Rüssel mit Stachel an der Spitze, *3* dauernde Rüsselscheide, *4* Buccalbulbus (Pharynx), *5* gewöhnliche Speicheldrüsen, *6* Giftdrüse, *7* Retractoren, *8* accessorische Speicheldrüsen, *9* pharyngo-ösophageale Anschwellung, *10* Buccalrohr.

förmigen Scheide (trocart), die den eigentlichen Rüssel umschliesst und selbst theilweise eingestülpt werden kann, wird verständlich, wenn, wie es bei den obengenannten Formen der Fall ist, der Rüssel nicht mehr sehr weit in die Körperhöhle zurückgezogen werden kann. Bei den Coniden und einzelnen Terebriden ist der Rüssel selbst in einen eigenthümlichen Stechapparat umgewandelt und trägt an der Spitze einen scharfen Stachel. Im Gegensatz zum pleurembolischen Rüssel liegt hier der Pharynx nicht an der Spitze, sondern an der Basis des Rüssels, so dass dieser nicht vom Oesophagus, sondern von einem Kanal durchzogen wird, der dem vordersten Abschnitt des Darmtractus angehört. Die den Rüssel umgebende, röhrenförmige Scheide ist selbst wieder von der Spitze her einstülpbar.

Auch die Pteropoda gymnosomata (räuberische Thiere) besitzen einen mit sogenannten Buccalanhängen versehenen, vorstreckbaren Rüssel (Fig. 16 und 17), der manchmal (Pneumodermatidae) mit Saugnäpfen bewaffnet sein kann. Bei ihren Verwandten, den Aplysiidae, ist er zwar vorhanden, aber schwach entwickelt. Die Thecosomata haben keinen Rüssel.

Eine besondere Erwähnung verdient die Mundhöhle von Dentalium, welche sich in der ganzen Länge der frei vorragenden, eiförmigen, die blattförmigen Lippenanhänge tragenden Schnauze erstreckt. Jederseits der Mundhöhle liegt ein Sack, die sogenannte Backentasche, mit drüsiger Epithelwand, welche vorn in die Mundhöhle mündet.

Bei den Heteropoden ist der Kopf zu einer ansehnlichen Schnauze verlängert, welche oft als Rüssel bezeichnet ist. Wir können diese Bezeichnung nicht acceptiren, da die Heteropodenschnauze nicht retractil ist und der Mund immer an ihrem vorderen Ende liegt.

## B. Der Pharynx mit den Kiefern, der Zunge und den Speicheldrüsen.

Auf den Mund (resp. Mundhöhle) folgt bei allen Mollusken, mit Ausnahme der Lamellibranchier, der musculöse Pharynx oder Schlundkopf (Buccalmasse). Seine Höhle, die Pharyngealhöhle, öffnet sich vorn in die Mundhöhle, hinten in den Oesophagus. Drei Theile sind für den Pharynx charakteristisch: in seinem vorderen Theil, an der Grenze zwischen Mund- und Pharynxhöhle die Kiefer, an seinem Boden der Zungenapparat und drittens die Speicheldrüsen, welche gewöhnlich in seinen hinteren Theil zu beiden Seiten der Stelle münden, wo der Oesophagus aus ihm entspringt.

1) Die Kiefer sind fast überall vorhanden, hie und da, besonders bei räuberischen Thieren, sehr stark entwickelt, seltener rudimentär oder 0. Sie stellen harte Cuticularbildungen des Epithels des vorderen Pharyngealabschnittes dar, welche wohl aus Conchin oder einer diesem verwandten Substanz bestehen und in einigen Fällen sich durch Auflagerung von Kalk verstärken (z. B. Nautilus).

Bezüglich der Zahl, Form und Anordnung der Kiefer herrschen grosse Verschiedenheiten, die von einem allgemeineren Gesichtspunkte aus beurtheilt werden könnten, wenn man zu der Annahme berechtigt wäre, dass ursprünglich ein geschlossener Kieferring am Eingang zum

Pharynx vorhanden war, von dem sich bald nur obere und untere, bald nur seitliche Stücke erhielten.

Die Kiefer dienen zum Erfassen der Beute oder der Nahrungstheile.

Ein geschlossener Kieferring am Eingange zum Pharynx findet sich z. B. bei Umbrella (Opisthobranchier).

Einen Oberkiefer, zu dem häufig noch 2 seitliche Stücke hinzutreten, besitzen die Süsswasserpulmonaten.

Zwei Seitenkiefer besitzen die meisten Prosobranchier und Opisthobranchier. Sie können sich einander an der Wand der Pharyngealhöhle bis zur Berührung nähern (Haliotis, Fissurella, Natica) oder vollständig verschmelzen (Lamellaria, Patella, Aegirus).

Die Landpulmonaten haben einen Oberkiefer, zu dem gelegentlich noch ein schwacher Unterkiefer hinzutreten kann. Der Oberkiefer entsteht aus der Verschmelzung zweier seitlicher Stücke, so bei Helix, Limax, Arion.

Einen zwar kleinen, aber trotzdem nicht rudimentär zu nennenden Kiefer im oberen (vorderen) Theile des Pharynx besitzen die Scaphopoden.

Ausserordentlich stark sind die Kiefer, als Ober- und Unterkiefer, bei den Cephalopoden entwickelt, wo sie zusammen die Gestalt eines umgekehrten Papageischnabels annehmen.

Bei den Opisthobranchiaten, die der Familie der Aplysiidae angehören, findet sich ausser den seitlichen Kiefern an der Decke der Pharyngealhöhle noch ein Besatz von zahlreichen Hacken oder Zähnchen. Von dieser Einrichtung dürften die gleich zu besprechenden Hackensäcke der Pteropoda gymnosomata, die nur bei Halopsyche fehlen, abzuleiten sein.

Diese Hackensäcke sind 2 paarige, längere oder kürzere Ausbuchtungen der dorsalen Pharyngealhöhle, vor der Radula. Ihre Wand trägt nach innen vorragende Hacken. Wird der Rüssel dieser räuberischen Thiere vorgestreckt, so werden diese Säcke wie Handschuhfinger ausgestülpt, wobei die Hacken an die Aussenseite zu liegen kommen.

Kiefer fehlen oder sind rudimentär bei den Amphineuren, unter den Prosobranchiern bei manchen Trochiden, Neritina, Helicinidae, Cyclostoma, Entoconcha, Entocolax, Pyramidellidae, Eulimidae, Coralliophilidae, Toxiglossa, Heteropoda, ferner bei verschiedenen Tectibranchiern (Actaeon, Tornatina, Scaphander, Doridium, Cymbuliopsis, Gleba, Clione), bei den Ascoglossa und bei manchen Nudibranchiern (Doris, Doridopsidae, Corambidae, Hedylidae, Phyllidiidae, Tethys). Sie verschwinden unter den Pulmonaten in der Reihe der Testacelliden, wo sie bei Daudebardia rufa noch vorhanden sind, bei D. Saulcyi rudimentär werden und bei Testacella fehlen; ebenso mangeln sie bei Amphibola, Gadinia und den meisten Oncidiidae.

2) Der Zungenapparat (Fig. 266—268) ist für alle Mollusken mit Ausnahme der Lamellibranchier in hohem Maasse charakteristisch (Glossophora), so dass man sagen kann, jedes Thier mit einer von einer Reibplatte (Radula) bedeckten Zunge ist ein Mollusk.

Die ventrale und die Seitenwand des Pharynx ist stark musculös verdickt. Auf dem Boden der Pharyngealhöhle erhebt sich ein consistenter musculöser Längswulst: die Zunge. Ihre Oberfläche, die in die Pharyngealhöhle vorragt, wird überzogen von einer derben, aus

Chitin (oder Conchin?) bestehenden Cuticula, der **Basalmembran**, und auf dieser erheben sich zahlreiche, oft viele tausend. harte **Chitinzähnchen**, die dicht in Quer- und Längsreihen gestellt sind. Basalmembran und Zähnchen zusammen bilden die **Reibplatte** oder **Radula** der Zunge.

Das Vorderende der Zunge ragt frei in die Pharyngealhöhle vor, und die Reibplatte biegt um dieses Vorderende herum, um dasselbe auch von der Unterseite eine Strecke weit zu bedecken. Unmittelbar vor der Zunge findet sich immer eine in die ventrale Pharyngealwand sich einsenkende Nische oder Tasche der Pharyngealhöhle. Verfolgen wir die Reibplatte nach hinten, so sehen wir, dass sie am hintersten Ende der Zunge sich in die Tiefe eines engen, verschieden langen Schlauches einsenkt, welcher ebenfalls eine nach unten und hinten gerichtete Ausbuchtung der Pharyngealhöhle, die **Radulascheide**, darstellt. Die Reibplatte reicht, immer der vorderen oder ventralen Wand der Radulascheide, die sich nach vorn zu der Zunge verdickt, aufliegend, bis in den Grund dieser Scheide, wo ihr **Bildungsherd** liegt.

Die Zunge mitsammt der ihr aufliegenden Radula kann in einer Weise bewegt werden, die in den meisten Fällen am besten der Bewegung der Zunge einer leckenden Katze verglichen werden kann, nur dass die Bewegung gewöhnlich eine langsamere ist. Bei dieser Bewegung, durch welche eine Zerreibung der von den Mandibeln gepackten, oft auch zerstückelten Nahrung geschieht, wird die Zunge entweder nur innerhalb

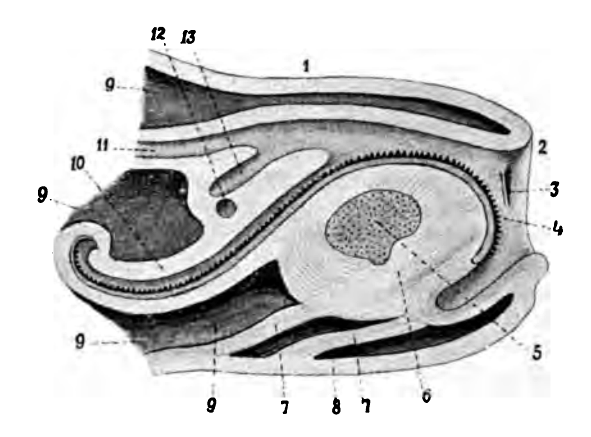



Fig. 266. **Nicht ganz medianer Längsschnitt durch die Schnauze eines Prosobranchiers zur Demonstration des Pharyngealapparates.** *1* Rückenwand des Kopfes, *2* Mund, *3* Kiefer, *4* Radula, *5* Zungenknorpel, *6* Muskelwand des Pharynx, *7* Muskeln, die sich einerseits an den Pharynx, andererseits an die Kopfwand *8* ansetzen, *9* Kopfhöhle, *10* Radulascheide, *11* Oesophagus, *12* Mündung der Speicheldrüse, *13* Einfaltung hinter der Radulascheide.

der Pharyngeal- und Mundhöhle bewegt, oder sie tritt in die Mundöffnung vor, oder sie wird sogar mehr oder weniger weit aus der Mundöffnung vorgestreckt.

In oder unter der fleischigen Zunge findet sich sehr verbreitet ein **Zungenknorpel**, der aus 2 oder 4 oder noch mehr Knorpelstücken bestehen kann. Unter den Gastropoden treten bei den primitiven Dioto-

cardiern viele Stücke auf (Patella mit 4 Paaren), die bei den höheren Formen durch Verschmelzung an Zahl reducirt werden. Es handelt sich übrigens im Allgemeinen nicht um ächten Knorpel, sondern um ein Gewebe, das eine Zwischenstufe zwischen blasig-zelligem Bindegewebe und ächtem Knorpelgewebe einnimmt, dem Muskelfasern in wechselnder Menge (sie können auch fehlen) beigesellt sind. Dieser Zungenknorpel bildet einmal ein festes Widerlager für die Reibplatte, und ferner gewährt er gewissen Muskeln des Zungenapparates festere Ansatzstellen.

Die in einzelne Bündel oder Züge zerfallende, oft recht complicirte Musculatur des Pharynx besteht erstens aus den die Muskelwand des Pharynx selbst bildenden Muskeln, welche, vornehmlich im Umkreise des Radularapparates, also in der ventralen und lateralen Pharyngealwand entwickelt, die Bewegung der Zunge (Leckbewegung, Reibbewegung etc.) bewerkstelligen, und zweitens in Muskeln, welche

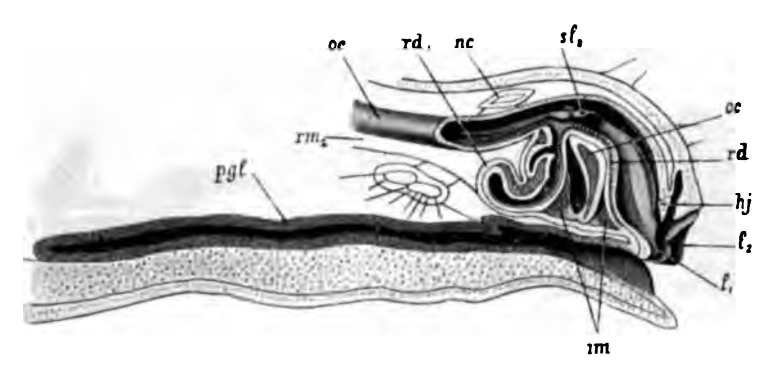



Fig. 267. **Medianer Längsschnitt durch den Vorderkörper von Helix,** nach HOWES, Atlas of biol. *oe* Oesophagus, *rd*₁ Radulascheide, *nc* Cerebralganglion, *sl*₁ Mündung der Speicheldrüsen, *oc* Muskelmasse in der ventralen Pharyngealwand, *rd* Radula, *hj* Oberkiefer, *l*₁, *l*₂ Lippen der Mundöffnung, *im* Pharyngealmuskeln, *rm*₂ Pharynxretractor, *pgl* Fussdrüse.

den ganzen Pharynx oder doch den ganzen Zungenapparat bewegen, ihn vorstossen oder ausstülpen. Diese zweite Gruppe von Muskeln besteht im Allgemeinen aus Protractoren und Retractoren, die sich einerseits am Pharynx, andererseits, indem sie die Kopf- oder Leibeshöhle durchsetzen, an der Leibeswand ansetzen.

Auch Blutschwellung mag beim Vorstülpen des Pharynx eine Rolle spielen.

Die Zunge mit ihrer Reibplatte dient übrigens in manchen Fällen, z. B. den räuberischen Heteropoden, auch als Organ zum Erfassen der Beute.

Die Radula oder Reibplatte ist ein Organ von grosser, systematischer Bedeutung. Für ihre genaue Kenntniss muss auf die Specialarbeiten und auf die Lehrbücher der Conchyliologie verwiesen werden. Es kommt an: 1) auf die Grösse und Gestalt der ganzen Radula, 2) auf die Zahl der Längs- und Querreihen von Zähnchen, und 3) auf die Form der Zähne in jeder Quer- und Längsreihe. Im Ganzen gleicht eine Querreihe von Zähnchen der nächstvorhergehenden und der nächstfolgenden. Doch giebt es hiervon Ausnahmen, indem sich eine Querreihe von be-

stimmtem Charakter erst nach einigen anders gestalteten Querreihen wiederholt.

Man unterscheidet im Allgemeinen 3 Sorten von Zähnen. Erstens kommt gewöhnlich eine mediane Längsreihe von Zähnen auf der Radula vor: die Reihe der centralen oder rhachialen Zähne. Zu beiden Seiten dieser medianen Reihe zeichnen sich eine oder mehrere Längsreihen von Zähnen durch annähernd übereinstimmende Gestalt der Zähnchen aus: die Reihen der lateralen Zähnchen oder Pleurae. Schliesslich finden sich gegen die Seitenränder der Radula eine bis sehr zahlreiche Längsreihen von marginalen Zähnchen oder Uncini.

Wie für die Zähne der Säugethiere, so gebraucht man auch zur Charakteristik der Bezahnung der Molluskenradula Zahnformeln, in welchen die Zahl der centralen, lateralen und marginalen Zähne einer Querreihe angegeben wird.

In der systematischen Uebersicht findet der Leser die Zahnformeln einiger Mollusken.

Fig. 268. Fig. 269.

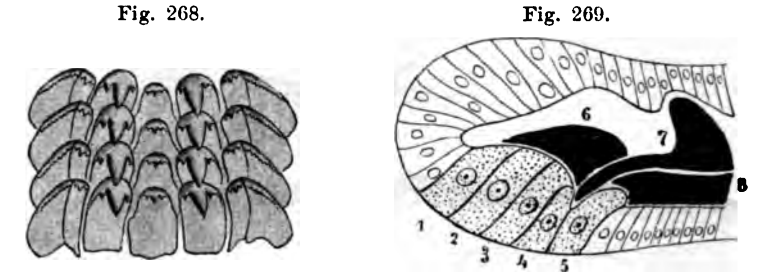



Fig. 268. **Vier Querreihen von Radulazähnchen von Cyclostoma elegans,** nach CLAPARÈDE, 1858.

Fig. 269. **Längsschnitt durch das hintere Ende der Radulascheide eines Pulmonaten,** nach RÖSSLER, 1885, schematisirt. *1, 2, 3, 4* Bildungszellen der Radulazähne, *5* Bildungszelle der Basalplatte der Radula, *6, 7* Zähne der Radula, *8* Basalplatte.

Die Gesammtzahl der Zähne auf der Radula schwankt ausserordentlich, von 16 bei Eolis Drummondi bis zu 39 596 bei Helix Ghiesbreghti und sogar bis 75 000 bei gewissen Pleurobranchiden.

Im Allgemeinen finden sich die zahlreichsten und feinsten Zähne bei Pflanzenfressern. Was die räuberischen Mollusken anbetrifft, so lassen sich zwei Extreme unterscheiden: 1) starke Ausbildung eines Rüssels, schwache Entwickelung des Pharynx und der Radula, relativ geringe Anzahl von Zähnen (Beispiel: die räuberischen Prosobranchier); 2) Fehlen eines ausstülpbaren Rüssels, starke Entwickelung des Pharyngealapparates und der Radula, zahlreiche, oft grosse Zähne (Beispiele: die Heteropoden, die räuberischen Pulmonaten, die Cephalopoden).

Am stärksten ist der musculöse Pharynx bei den räuberischen Pulmonaten entwickelt, wo er fast halb so lang (Daudebardia) oder mehr als halb so lang (Testacella) als der Körper werden und einen sehr grossen Theil der Leibeshöhle ausfüllen kann. Er wird derart vorgestülpt, dass die Zunge mit der Reibplatte das Vorderende des ausgestülpten Pharynx bildet (Fig. 69 A).

Bei denjenigen Opisthobranchiern, die zu der Gruppe der Ascoglossen vereinigt werden, findet sich am vorderen Ende der Radula eine sackförmige Ausstülpung der Pharyngealhöhle, in welche die verbrauchten und abgestossenen Radulazähne fallen.

In sehr seltenen Fällen (abgesehen von den Muscheln) ist die Radula ganz verkümmert, so bei parasitischen Schnecken (Stilifer, Eulima, Odostomia, Thyca, Entoconcha, Entocolax), bei den Coralliophiliden (Coralliophila, Leptoconchus, Magilus, Rhizochilus), unter den Tectibranchiern bei Tornatina, Doridium, Cymbuliopsis, Gleba, unter den Nudibranchiern bei Tethys, Melibe und den Holohepatica porostomata (Doridopsis, Phyllidia), bei welch letzteren der Pharynx zu einem Saugapparat umgewandelt ist, ferner unter den Amphineuren bei den Gattungen Neomenia, Myzomenia, Pruvotia; in einigen Fällen erhält sich wenigstens noch die Radulascheide, so bei einzelnen Species der Gattung Rhopalomenia und bei Nematomenia. Bei Chaetoderma ist von der Radula noch ein einziger Zahn vorhanden. In einzelnen Fällen bildet sich bei den Solenogastres der Pharynx unter völliger Verkümmerung der Radula in complicirter Weise um, so bei Neomenia zu einem Rüsselapparat, der als Saugvorrichtung functionirt. Unter den Cephalopoden verschwindet die Radula bei einigen stark specialisirten Octopoden (Cirroteuthis, Opisthoteuthis).

Auch bei gewissen rüsseltragenden, räuberischen Prosobranchiern kann die oben angedeutete Reduction des gesammten Pharyngealapparates so weit gehen, dass die Radula fehlt (gewisse Terebraarten).

Bildung der Radula. Bei den Reibbewegungen der Radula werden die Zähnchen ihrer vorderen, auf der Zunge aufsitzenden Querreihen fortlaufend abgenutzt und fortlaufend durch Nachschub von hinten ersetzt. Fortlaufend auch werden immer neue Querreihen von Zähnchen im hinteren, blinden Grunde der Radulascheide gebildet. Sie werden hier bei Pulmonaten und Opisthobranchiern als Cuticularbildungen von einigen Querreihen grosser Epithelzellen, den Odontoblasten (Fig. 269) der Radulascheide abgesondert, und zwar wird die Basalmembran, welche die Zähnchen trägt, von der vordersten oder den vordersten Zellreihen, die Zähnchen von den hinteren Querreihen abgesondert.

Die Odontoblastengruppe, welche einen Zahn erzeugt hat, wird nach einer Ansicht nicht durch eine andere ersetzt, sondern bildet hinter den schon gebildeten immer neue Zähnchen, so dass am Grunde der Radulascheide für jede Längsreihe von Zähnchen eine Gruppe von Odontoblasten nachzuweisen ist, welche alle ihre Zähnchen abgesondert hat; nach einer anderen Ansicht würde eine solche Gruppe aber doch nach Absonderung einer gewissen Anzahl von Zähnchen durch neue Zellen ersetzt. Auf die so gebildeten Zähnchen wird von der Epitheldecke der Radulascheide noch eine „Schmelzschicht" aufgelagert.

Bei den Chitoniden, Prosobranchiern und Cephalopoden sind die Odontoblasten schmale Zellen, aber sie sind sehr zahlreich und bilden am Grunde der Radulascheide ein Polster, welches in so viele zahnbildende Einzelabtheilungen zerfällt, als Zähnchen in einer Querreihe der Radula vorhanden sind. Hier bilden sich Zähnchen und Basalplatte im engsten Zusammenhange, nicht getrennt; die mehr basal gelegenen Zellen des Odontoblastenpolsters scheiden die Platte, die höher gelegenen die Zähnchen aus, und allmählich, nach Absonderung einer Anzahl Zähnchen, werden die Bildungszellen durch neue ersetzt. Embryonal entsteht zunächst die Radulascheide als einfache sackförmige Ausstülpung des ectodermalen Vorderarmes, bald wird von allen Zellen des Bodens der Tasche eine Chitin- oder Conchinschicht, die Basalplatte, ausgeschieden und auf diese dann von den Zellen des Daches der Scheide eine besonders feste Schicht aufgetragen; erst später treten die Zähnchen auf, und zwar geht

nun die weitere Bildung ganz so vor sich, wie für das erwachsene Thier gezeigt wurde (Fig. 270).

Während die Zahl der Längsreihen von Zähnchen der Radula wahrscheinlich von Anfang an constant ist, ändert sich im Laufe der Entwickelung nicht nur die Grösse, sondern auch häufig die Form der Zähnchen ganz wesentlich.

Ist die Radulascheide bei den Pulmonaten, Scaphopoden, Opisthobranchiern und Cephalopoden kurz und in der ventralen und hinteren Muskelwand des Pharynx enthalten, so dass sie nur selten nach hinten etwas aus derselben hervorragt, so ist sie bei sehr vielen Prosobranchiern lang und schmal und ragt nach hinten in die Kopfhöhle, ja sogar in die

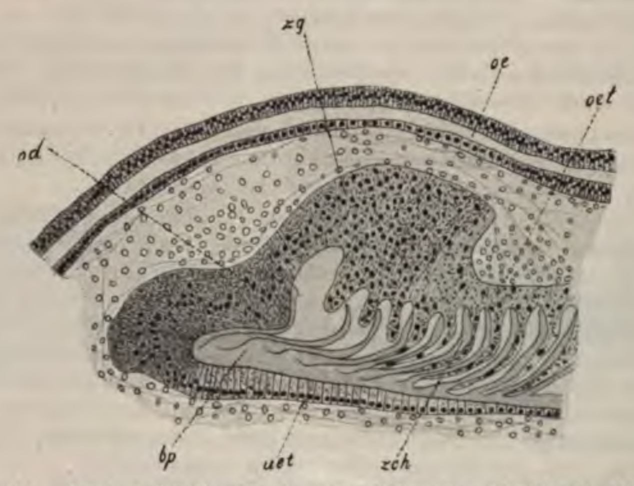



Fig. 270. **Längsschnitt durch den hinteren Abschnitt der Radulascheide eines Embryos von Paludina vivipara,** nach J. Bloch, 1896. *bp* Basalplatte, *uet* unteres Epithel der Radulascheide, *zch* Zähnchen, *oet* oberes Epithel der Radulascheide, *oe* Oesophagus, *zg* Zellgruppe, *od* Odontoblasten.

Leibeshöhle vor. Letzteres ist besonders bei den Diotocardiern der Fall, und speciell bei den Docoglossen (Patella) ist die über dem Fuss, am Boden der Leibeshöhle liegende Radulascheide sogar länger als der Körper (Fig. 271), bei Acmaea mehr als zweimal so lang; auch bei Littorina unter den Monotocardiern erreicht sie mehrfache Körperlänge; sie rollt sich in diesem Falle wie eine Uhrfeder spiralig ein.

Ein auffallendes Verhalten zeigt die Radulascheide bei den Chitonen, indem sie hier in ein Blutgefäss, die Arteria visceralis, hineinragt. Die Wandung dieses Gefässes ist als Ausstülpung des die Kopf- von der Körperhöhle trennenden Zwerchfelles, das die Radulascheide durchbrechen muss, anzusehen (Fig. 272).

3) Speicheldrüsen (Buccaldrüsen, Pharyngealdrüsen) sind bei den Glossophoren, d. h. den mit einem Pharynx und einem Zungenapparat ausgestatteten Mollusken allgemein verbreitet. Ebenso allgemein fehlen sie den Lamellibranchiern. Sie können in einem oder in 2 Paaren auftreten. Das hintere Paar oder das einzige Paar liegt häufig den Wandungen des Oesophagus auf und entsendet nach vorn 2 Ausführungsgänge, welche seitlich in den Pharynx einmünden, ge-

wöhnlich etwas hinter der Stelle, wo sich die Radulascheide in die Pharyngealhöhle öffnet. Die Function der Speicheldrüsen ist in fast allen Fällen so gut wie unbekannt; nur für einige Cephalopoden liegen genauere Untersuchungen über die physiologische Bedeutung des von den Speicheldrüsen abgesonderten Secretes vor. Auch ist eine strengere morphologische Vergleichung der verschiedenen Pharyngealdrüsen, z. B. der Gastropoden, zur Zeit noch nicht gut möglich.

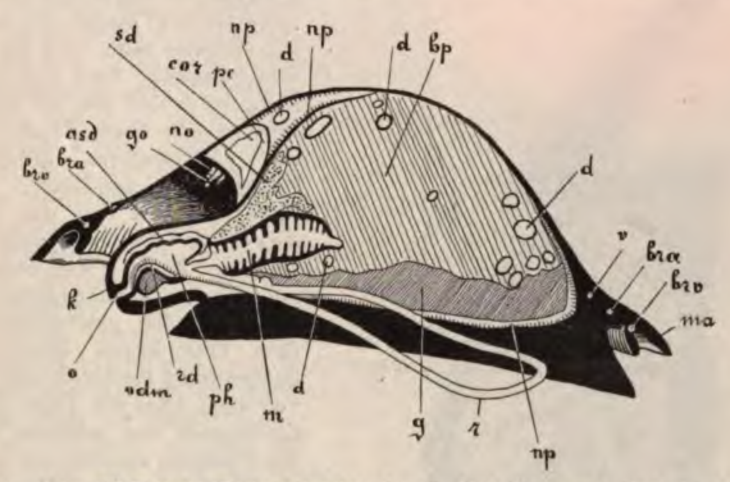



Fig. 271. **Medianer Längsschnitt durch Patella**, nach RAY LANKESTER, Encycl. brit. *brv* Abführendes Kiemengefäss, *bra* zuführendes Kiemengefäss, *asd* Ausführungsgang der Speicheldrüse *sd*, *go* After, *no* rechte Nephridialöffnung, *sd* Speicheldrüse, *cor* Herz, *pc* Pericard, *np* Niere, *d* Darm, *hp* Verdauungsdrüse (Leber), *v* Blutgefäss, *ma* Mantelsaum, darunter die Kiemenblättchen, *r* Radulascheide, *g* Gonade, *m* Kropf, *ph* Pharynx, *rd* Radula, *odm* Muskel- und Knorpelmasse des Zungenapparates, *o* Mund, *k* Kopf oder Schnauze.

## Amphineura.

a) Chitonidae. Es kommen allgemein 2 kleine Speicheldrüsen vor, die in den Pharynx an dessen vorderer Grenze einmünden. Ausserdem treten bei vielen Arten seitliche Ausstülpungen des Pharynx, Divertikel, auf, welche eine drüsige Epithelauskleidung besitzen und wohl als ein zweites Paar Speicheldrüsen angesehen werden können (Fig. 272).

b) Solenogastres. Mit Ausnahme einiger Arten von Neomenia, Chaetoderma, Pruvotia finden sich überall Speicheldrüsen vor. Diese werden neuerdings in folgende 4 Typen geschieden: 1) Schlunddrüsen, subepitheliale Zellmassen, welche direct in den Vorderdarm münden. Sie sind die einzigen, die bei Neomenia grandis und Chaetoderma vorkommen. Neben anderen Speicheldrüsen finden sie sich bei verschiedenen Arten und Genera. 2) Gelappte Speicheldrüsen, die in 2, oft verzweigte Ausführungsgänge münden. Sie kommen bei Amphimenia, Rhopalomenia, Myzomenia, ferner bei Nematomenia flavens, Paramenia impexa und sierra, Macellomenia palifera vor. 3) An Stelle der gelappten Drüsen treten bei Proneomenia schlauchförmige Drüsen, häufig von bedeutender Länge, auf. 4) Bei Rhopalomenia treffen wir ampullenförmige Speicheldrüsen, die zusammen mit den gelappten Drüsen in den Schlund münden. Diese Form scheint

eine specielle Erwerbung ohne Homologon zu sein; schlauchförmige und gelappte Drüsen dagegen sind wahrscheinlich gemeinsamen Ursprungs.

Gastropoda.

a) Prosobranchia. In der Mehrzahl der Fälle ist nur ein Paar Speicheldrüsen vorhanden. Es sind gewöhnlich gelappte oder verästelte Drüsenmassen, die bei den Diotocardiern zu Seiten des Pharynx, bei den Monotocardiern zu Seiten des Oesophagus liegen. Im ersteren Falle sind die Ausführungsgänge kurz und treten nicht durch den von den Nervencentren und ihren Connectiven und Commissuren gebildeten Schlundring hindurch, denn dieser umgiebt hier das Vorderende des Pharynx. Im zweiten Falle (Monotocardia) sind die Ausführungsgänge lang und schlüpfen gewöhnlich mit dem Oesophagus durch den Schlundring hindurch, der hinter dem Pharynx liegt, um in die hintere und seitliche Wand des Pharynx einzutreten, in der sie dann in vielen Fällen, vielleicht stets, nach unten und vorn verlaufen, wo sie an der Grenze gegen die Mundhöhle ausmünden.

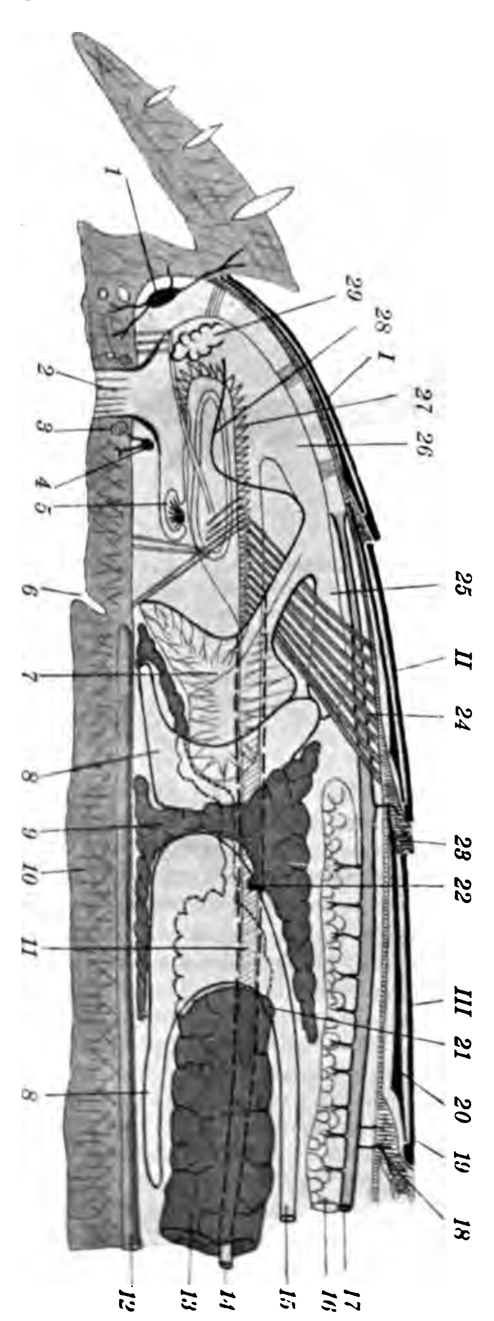



Fig. 272. **Lagerung der Organe bei einem Chitoniden (Acanthopleura echinata) in den drei ersten Segmenten**, Längsschnitt, nach PLATE, Anat. Chit., 1897. Einzelnes aus der Originalfigur, wie z. B. Theile des Blutgefässsystems, Zwerchfell, ist weggelassen worden. *1* Cerebralring, *2* Mundrohr, *3* Sphincter oris, *4* unterer Schlundhalbring, *5* Subradularorgan, *6* Furche zwischen Mundscheibe und Fuss, *7* Zuckerdrüse, *8* Magen, *9* vordere rechte Leber, *10* Fuss, *11* Radulascheide, *12* Sinus medianus der Fussohle, *13* hintere linke Leber, *14* Arteria visceralis, *15* Mitteldarm, *16* Gonade, *17* Aorta, *18* Arteria intersegmentalis, *19* Tegmentum, *20* Articulamentum, *21* Oeffnung der linken Leber, *22* Oeffnung der rechten Leber, *23* intersegmentale Hautbrücke des Rückens, *24* Retractoren, *25* Oesophagus, *26* Pharynx, *27* Radula, *28* Pharynxdivertikel, *29* Speicheldrüse; *I*, *II*, *III* erstes, zweites, drittes Schalenstück.

Zwei Paar Speicheldrüsen kommen bei gewissen Diotocardiern, namentlich vielen Docoglossen, ferner bei den Scalariidae, Ianthinidae, manchen Rhachiglossen, wie Purpuriden, Muriciden, Cancellariiden, sowie bei einigen Toxiglossen vor. In manchen dieser Fälle scheint es sich um Zweitheilung eines ursprünglich einzigen Paares zu handeln (z. B. Scalariidae, Ianthinidae).

Man hat früher ein Paar seitlicher Drüsentaschen, die bei Haliotis den Pharynx von rechts und links bedecken (Fig. 185 *p*), als ein zweites Paar Speicheldrüsen angesehen; es hat sich aber herausgestellt, dass allen Diotocardiern solche taschenförmige Ausstülpungen der dorsalen Pharynxwand zukommen (Buccaltaschen). In dieselben münden die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen (Fig. 277 A). Diese Buccaltaschen erhalten sich noch bei einigen Monotocardiern (Cyclophorus, Ampullaria) und verschwinden sodann in dieser Abtheilung gänzlich.

Auch bei den Ampullariiden treten die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen nicht durch den Schlundring hindurch, da dieser hier, wie bei den Diotocardiern, das Vorderende des Pharynx umgiebt.

Während die Speicheldrüsen im Allgemeinen verästelte tubulöse oder acinöse Drüsen sind, stellen sie in einigen Fällen (Scalariidae, Ianthinidae, Cancellariidae) einfache, röhrenförmige oder (Doliidae, Xenophoridae etc.) sackförmige Drüsenschläuche dar.

Das Hindurchtreten der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen durch den Schlundring bei den Monotocardiern kann man sich so entstanden denken, dass der Schlundring, welcher bei den Diotocardiern das vordere Ende des Pharynx umgiebt und vor der Einmündungsstelle der Speicheldrüsen liegt, sich über den Pharynx hinweg nach hinten verschob, wobei nothwendigerweise auch die Speicheldrüsen, resp. ihre Ausführungsgänge von ihm umschlossen werden mussten.

Es werden dabei bei den Monotocardiern die Ausführungsgänge um so länger, je weiter der Schlundring sich vom Munde und vom Pharynx nach hinten entfernt. Sie werden sehr lang bei den mit einem vorstreckbaren Rüssel versehenen Gruppen, wo der Schlundring am Oesophagus weit nach hinten verschoben ist, an das Hinterende des nicht ausstülpbaren Theiles des Rüssels. Die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen durchziehen dann diesen Theil des Rüssels in seiner ganzen Länge. Wanderte aber der Schlundring rascher nach hinten als sich die Ausführungsgänge verlängerten, so konnten die Speicheldrüsen vor den Schlundring zu liegen kommen. Bei nachfolgender Verlängerung ihrer Ausführungsgänge konnten nun aber die Speicheldrüsen sich über den Schlundring hinweg nach hinten verlängern. Dadurch liesse sich das Verhalten der Toxiglossa und Rhachiglossa erklären, bei welchen zwar die Speicheldrüsen meist hinter dem Schlundring liegen, bei welchen aber die Ausführungsgänge nicht durch ihn hindurchtreten sollen.

Dieses scheinbare Wandern des Schlundringes von vorn nach hinten findet seine Erklärung in dem oben bei Besprechung des Rüsselapparates erwähnten Processe der Verlängerung der vordersten Körperpartie; dabei verharrte eben der Schlundring in seiner Lage, während der vordere Theil des Darmkanales durch ihn hindurch nach vorn verlagert wurde. Für jene Fälle nun, wo die Speicheldrüsen hinter dem Schlundring liegen und ihre Ausführungsgänge innerhalb desselben hindurchziehen, ist die Annahme gegeben, dass der Umfang der Drüsen ein Hindurchtreten durch den Schlundring nicht erlaubte, worauf sich natürlich die Ausführungsgänge entsprechend verlängern mussten.

Das saure Secret der Speicheldrüsen gewisser Prosobranchier (Arten von Dolium, Cassis, Cassidaria, Tritonium, Murex) und Opisthobranchier (Pleurobranchus, Pleurobranchidium) enthält zwischen 2,18 und 4,25 % freie Schwefelsäure. Diese räuberischen Thiere bohren mit ihrem Rüssel Thiere an, die durch Kalkskelete geschützt sind (Echinodermen, andere Mollusken). Es ist wahrscheinlich, dass die Schwefelsäure dazu dient, den kohlensauren Kalk in schwefelsauren umzuwandeln, der dann durch die Radula leicht zerrieben werden kann.

Neuerdings ist nun allerdings festgestellt worden, dass es sich bei mehreren der obengenannten Schnecken nicht oder nicht ausschliesslich um Production von Schwefelsäure, sondern von, je nach den Arten verschiedenen, organischen Säuren handelt, deren Zusammensetzung noch nicht genauer bestimmt ist (so z. B. bei Tritonium nodosum, T. corrugatum, Cassis sulcosa). Pleurobranchidium (Pleurobranchaea) Meckelii scheidet überdies an der ganzen Körperoberfläche ein saures, Schwefelsäure enthaltendes Secret ab.

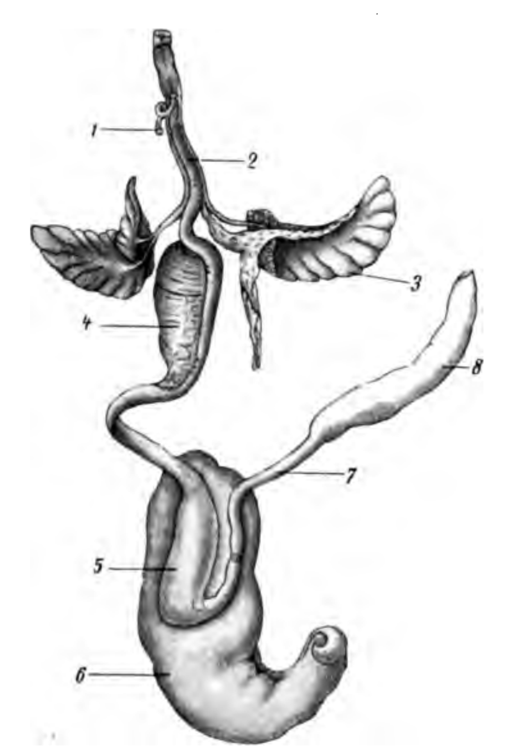



Fig. 273. **Darmkanal von Ranella spec. (Tritonidae),** nach HALLER, 1893. Vom Munde bis zum hinteren Theile des Vorderdarmes Ansicht von unten, übrige Theile von oben gesehen. *1* Radulascheide, *2* Oesophagus, *3* Speicheldrüse, *4* Vorderdarmerweiterung (Kropf), *5* Magen, *6* Verdauungsdrüse, die beiden Mündungen der Verdauungsdrüse sind punktirt angegeben, *7* Mitteldarm, *8* Enddarm.

Bei manchen dieser Säure producirenden Prosobranchier sind die Speicheldrüsen in 2 bis 3 von einander getrennte Abschnitte getheilt, was offenbar mit ihrer speciellen Function im Zusammenhange steht (Fig. 273).

b) Pulmonata. Ueberall sind 2 Speicheldrüsen (Fig. 274 und 217) vorhanden, deren Ausführungsgänge rechts und links von der Austrittsstelle des Oesophagus in den Pharynx münden. Die Speicheldrüsen liegen meist in Form langgestreckter, lappiger, zerrissen aussehender Blätter dem Oesophagus und dem vorderen Abschnitt des Magens auf. In einigen Fällen sind sie traubig oder rundlich und compact.

Ausserdem finden sich bei vielen Stylommatophoren Lager von einzelligen Drüsen, die ihr Secret an der Decke der Pharyngealhöhle, gleich hinter dem Kiefer, ergiessen. Diese sogen. SEMPER'schen Organe wurden früher für Sinnesorgane gehalten. Es ist fraglich, ob wir es hier mit eigentlichen Speicheldrüsen zu thun haben, oder vielleicht eher mit

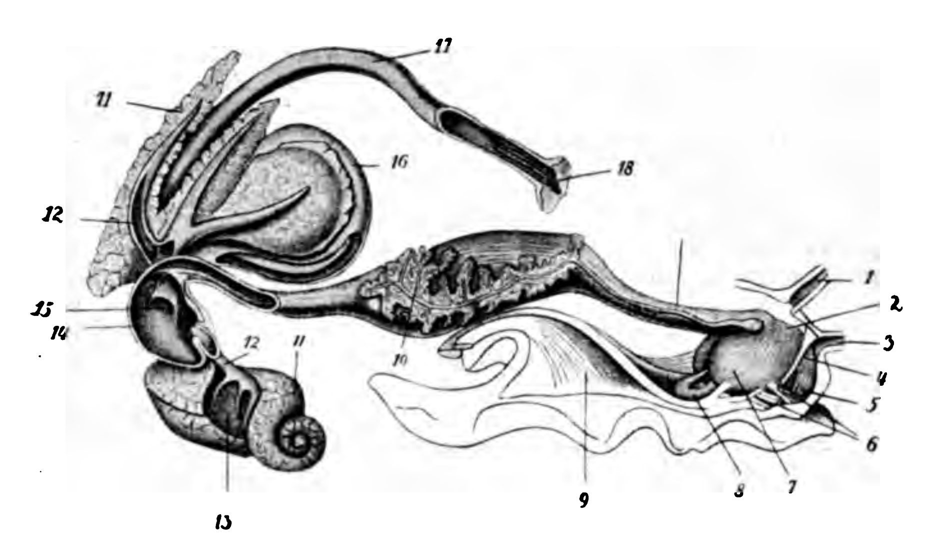


Fig. 274. **Darmsystem von Helix**, herauspräparirt und von der rechten Seite gezeichnet, nach HOWES, Atlas of biol. *1* und *3* Tentakel, *2* Constrictor pharyngis, *4* Levator pharyngis, *5* Depressor, *6* Protractor pharyngis, *7* Pharyngealbulbus, *8* Radulascheide, *9* Spindelmuskel, in einen Retractor pedis und einen Retractor pharyngis getheilt, *10* Speicheldrüsen, *11* Verdauungsdrüse (Leber), *12* Ausführungsgänge derselben (Gallengänge), zum Theil aufgeschnitten, *13* Zwitterdrüse, *14* Magen, aufgeschnitten, man sieht in der Tiefe die Mündung der „Gallengänge“ *15*, *16* Mitteldarm, *17* Enddarm, *18* After.

Gebilden, die den gleich zu besprechenden Mundhöhlendrüsen der Opisthobranchier homolog sind. In manchen Fällen sind sie beim Embryo stark entwickelt und bilden sich sodann zurück.

c) Opisthobranchia. Hier sind die Grössen- und Formverhältnisse der Speicheldrüsen, die fast immer in einem Paar auftreten, noch mannigfaltiger, als bei den Pulmonaten. Mit den in den Pharynx mündenden Speicheldrüsen sind nicht zu verwechseln die Drüsen, die bei manchen Opisthobranchiern in die Mundhöhle münden und die in einigen Fällen stärker als die Speicheldrüsen entwickelt sind (Fig. 275).

Dentalium hat keine in den Pharynx mündenden Speicheldrüsen, denn die drüsigen „Backentaschen“ münden in die Mundhöhle, und 2 weiter hinten gelegene Divertikel gehören dem Oesophagus an.

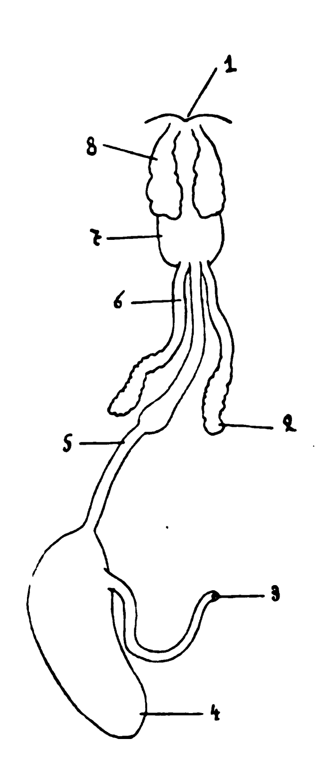


Fig. 275. **Darmkanal von Actaeon tornatilis**, nach PELSENEER, 1894. *1* Mundöffnung, *2* Speicheldrüse, *3* Anus, *4* Magen, *5* Oesophagus, *6* Ausführungsgang der Speicheldrüse, *7* Buccalbulbus (Pharynx), *8* Mundhöhlendrüse.

Die Cephalopoden besitzen 2 Paar Speicheldrüsen, ein vorderes und ein hinteres. Denkt man sich den (hier senkrecht in den Eingeweidesack emporsteigenden) Vorderdarm in eine derjenigen der Gastropoden entsprechende horizontale Lage, so liegt das vordere Paar dorsal, das hintere ventral vom Darm. Die beiden hinteren Speicheldrüsen (Fig. 226, 29) sind fast constant vorhanden. Nur bei Cirroteuthis und Loligopsis sollen sie fehlen. Sie liegen am Oesophagus. Aus jeder Drüse entspringt ein Ausführungsgang, der sich mit demjenigen der anderen Seite bald zu einem unpaaren Gange vereinigt, welcher, den Oesophagus begleitend, mit ihm durch den Kopfknorpel hindurchtritt und über der Radula in die Pharyngealhöhle mündet. Gelegentlich verschmelzen (z. B. bei Oegopsiden, ferner bei Rossia) die hinteren Speicheldrüsen hinter dem Schlunde, dann ist der Ausführungsgang in seiner ganzen Länge unpaar.

Die vorderen Speicheldrüsen sind besonders bei den Octopoden (Fig. 226, 33) wohl entwickelt und liegen am Pharynx; bei den Decapoden, wo sie im Allgemeinen kleiner sind, können sie innerhalb der Myopsiden verschwinden (z. B. bei Sepia und Sepiola). Doch bedürfen diese Verhältnisse bei den Decapoden erneuter Untersuchung, da diese vordere Speicheldrüse in vielen Fällen nur in Einzahl, in anderen wieder paarig oder endlich (Todarodes) in 2 paarigen und einem unpaaren Stück auftritt, und der Nachweis nicht erbracht ist, welche von diesen Bildungen unter sich oder mit den paarigen vorderen Speicheldrüsen der Octopoden zu vergleichen sind. Wenn die vordere Speicheldrüse unpaar erscheint, liegt sie in der Muskelwand des Pharynx verborgen.

Nautilus besitzt keine hinteren Speicheldrüsen, wohl aber drüsige Ausstülpungen der Pharyngealhöhle zu beiden Seiten der Zunge, welche vielleicht den vorderen Speicheldrüsen der übrigen Cephalopoden entsprechen.

Das Secret der hinteren Speicheldrüsen von Octopus wirkt verdauend auf gewisse Eiweissstoffe, nicht aber auf Stärke; ausserdem wurde gezeigt, dass dieser Speichel für manche Thiere (z. B. Krebse) ein ausserordentlich heftig wirkendes Gift ist.

Die Dibranchiaten besitzen ausserdem eine acinöse Zungendrüse, welche in den zwischen Zunge und Kiefern gelegenen Abschnitt der Pharyngealhöhle mündet.

---

Wie schon erwähnt, fehlen den Lamellibranchiern mit dem Pharynx auch die Kiefer, die Zunge und die Speicheldrüsen. Bei den Nuculiden, die man aus guten Gründen für ursprüngliche Muschelformen hält, zeigt der vorderste Darmabschnitt bald stärker, bald weniger stark ausgesprochene Erweiterungen oder Längsrinnen im Innern; diese Bildungen werden, wie sich aber aus neueren Untersuchungen ergiebt, mit sehr zweifelhaftem Recht den später zu besprechenden Schlundsäcken der Chitoniden und Diotocardier verglichen.

---

Eine Bohrschnecke, Natica, welche die Schalen lebender Muscheln durchbohrt, um sich von ihrem Weichkörper zu ernähren, besitzt am Rüssel ein saugnapfähnliches Organ (Fig. 170). Das Epithel der concaven Seite des Organes, welches sich an die zu durchbohrende Schale anlegt, stellt eine Säure absondernde Drüse dar. Die abgesonderte Säure ist wahrscheinlich Schwefelsäure und dient wahrscheinlich zum Auflösen

des kohlensauren Kalkes der Muschelschale, der dann sofort wieder in Pulverform als schwefelsaurer Kalk ausgefällt wird.

## C. Der Oesophagus (Speiseröhre).

Wir können als Oesophagus denjenigen Theil des Darmes bezeichnen, welcher sich zwischen dem Pharynx (oder dem Munde bei den Muscheln) und dem Magen erstreckt, wobei wir unter Magen diejenige Darmerweiterung verstehen, in welche die Mitteldarmdrüse einmündet. Die vordere Grenze des Oesophagus lässt sich immer leicht bestimmen. Sie liegt bei den Muscheln (wo ein Pharynx fehlt) am Mund, bei den Glossophoren aber am hinteren und oberen Ende des Pharynx. Die hintere Grenze des Oesophagus aber lässt sich oft nur willkürlich bestimmen, indem sich der im Ganzen schmale, röhrenförmige Oesophagus oft nur ganz allmählich zum Magen erweitert unter ebenso allmählicher Veränderung der Structur seiner Wandungen, oder indem vor dem Magen Darmerweiterungen vorkommen, von denen sich meist nicht entscheiden lässt, ob sie einen vorderen gesonderten Abschnitt des Magens oder einen hinteren erweiterten Abschnitt der Speiseröhre darstellen.

Während der Oesophagus bei den Lamellibranchiern, den Landpulmonaten, den meisten Opisthobranchiern und den zehnarmigen Cephalopoden als einfaches, innen oft mit Längsfalten versehenes und dann erweiterungsfähiges, bewimpertes Rohr zum Magen verläuft, zeigt er bei den anderen Abtheilungen Complicationen, die durch das Auftreten drüsiger Ausstülpungen oder musculöser Erweiterungen bedingt werden.

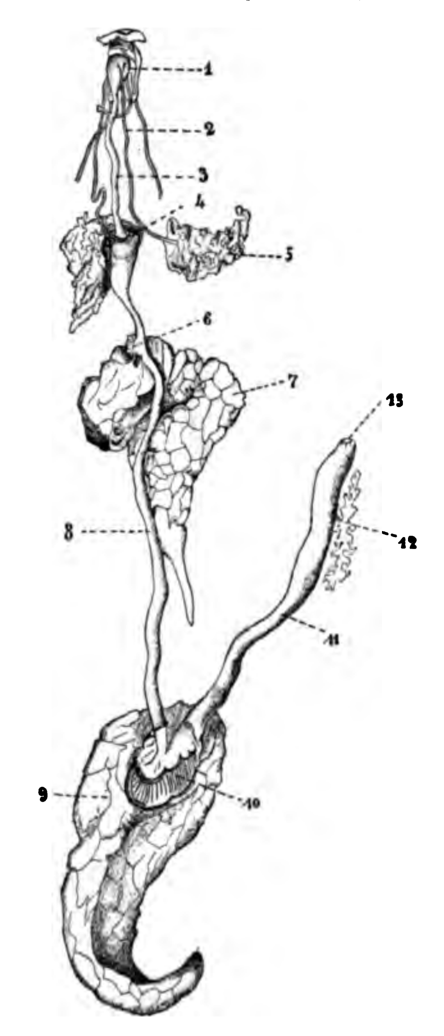



Fig. 276. **Darmsystem von Murex trunculus**, nach BÉLA HALLER, 1888. *1* Pharynx, *2* Ausführungsgänge der Speicheldrüse *5*, *3* Oesophagus, *4*, *6* und *7* Drüsen des Vorderdarmes *8*, *9* Verdauungsdrüse (Leber), *10* Magen, *11* Enddarm, *12* Enddarmdrüse, *13* After.

Bei den meisten Solenogastres stülpt sich der Darm an der Grenze zwischen dem kurzen Oesophagus und Mitteldarm zu einem mehr oder weniger langen, dorsal vom Pharynx nach vorn verlaufenden, unpaaren, blind geschlossenen Divertikel aus, welches sich über die Cerebral-

ganglien hinweg bis an das Kopfende erstrecken kann. Gewöhnlich wird dieses Divertikel schon zum Mitteldarm gerechnet.

Bei den Chitoniden stehen mit dem kurzen Oesophagus 2 seitliche drüsige Schlundsäcke (Zuckerdrüsen) in Verbindung, deren innere Drüsenwand in Form von Zotten gegen das Lumen vorspringt (Fig. 272). Das Secret dieser Drüsen wandelt gekochte Stärke in Zucker um. Nach neuerer Darstellung gehören diese Zuckerdrüsen nicht dem Oesophagus, sondern dem Pharynx an, in welchen sie da, wo er in den Oesophagus übergeht, einmünden. Die Ontogenese dieser Organe, die bis jetzt noch nicht bekannt ist, dürfte wohl entscheidenden Aufschluss darüber geben, welchem Gebiete dieselben zuzurechnen sind.

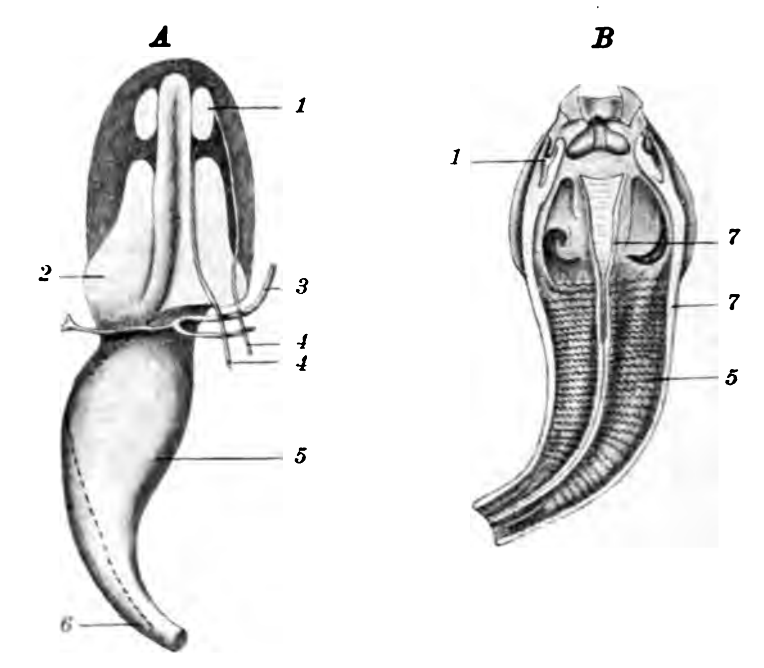



Fig. 277. **Vorderdarm von Patella vulgaris,** nach AMAUDRUT, 1898. *A* Ansicht von oben, in *B* geöffnet in der dorsalen Mittellinie. In *A* zeigt die gestrichelte Linie die Drehung an, welche der vordere Theil des Oesophagus erfährt, siehe Text. In *B* ist der Kropf zurückgedreht, so dass die Theile symmetrisch liegen. *1* Buccaltasche, *2* Oesophagealtasche, *3* supraintestinaler Ast des chiastoneuren Nervensystems, *4* Speicheldrüsengänge, *5* Kropf, *6* hinterer Theil des Oesophagus, *7* Längswülste im Inneren des Oesophagus.

Aehnliche Schlundsäcke oder Oesophagealtaschen, die mit dem vorderen Theile des Oesophagus communiciren, finden sich bei allen Diotocardiern (Fig. 185, 277, 284, 285). Ihr Drüsenepithel ragt ebenfalls meist in Form von stark entwickelten Zotten oder Falten in das Lumen vor. Diese Region des Darmes sammt den Schlundsäcken zeigt bei den Diotocardiern stets eine Drehung um 180° von rechts nach links um die Längsaxe, welche Torsion vor allem deutlich am Verlaufe gewisser Längswülste im Inneren des Oesophagus zu erkennen ist. Bei den Docoglossen, bei welchen also diese Oesophagealtaschen gleichfalls auftreten, geht der hintere Theil derselben über in den sogen. Kropf,

eine sackförmige Erweiterung des Oesophagus, die wegen der Beschaffenheit ihrer Innenwand mit dem Blättermagen eines Wiederkäuers verglichen worden ist (Fig. 271 *m* und 277 B). Bei den Acmaeiden noch verhältnissmässig einfach gebaut, erlangt er bei den Patelliden durch complicirte Längs- und Querfaltung seiner Wände grosse Mächtigkeit.

Solche Oesophagealtaschen von ähnlicher Gestalt wie bei den Diotocardiern finden sich gut ausgebildet oder nur mehr andeutungsweise bei manchen, besonders den ältesten Monotocardiern (manche Architaenioglossen, Ampullaria, Littorina); bei den Cypraeidae, Naticidae etc. treffen wir eine unpaare Vorderdarmerweiterung, und die gleiche Bildung findet sich noch bei vielen anderen höheren Prosobranchiern. Allgemein lässt sich feststellen, dass diese Differenzirungen des Oesophagus am besten ausgebildet sind bei räuberisch lebenden, carnivoren Formen, dass in den verschiedensten Gruppen mit phytophager Lebensweise Reduction derselben und dafür stärkere Ausbildung des Mitteldarmes eintritt.

Bei den mit einem Rüssel ausgestatteten Monotocardiern verlängert sich der dünne Oesophagus in dem Maasse, als sich der Rüssel selbst verlängert. (Ueber das durch die besondere Ausbildung des Rüsselapparates erklärbare abweichende Verhalten der Coniden und Terebriden siehe die Bemerkung oben p. 282.) An der Spitze des Rüssels findet sich der Mund, dann folgt der oft unansehnliche oder rudimentäre Pharynx und dann der lange Oesophagus, welcher den nicht verschiebbaren Theil des Rüssels in seiner ganzen Länge durchzieht, dann durch den Schlundring hindurchtritt und sich sogar noch weiter darüber hinaus nach hinten verlängern kann. Bei zu-

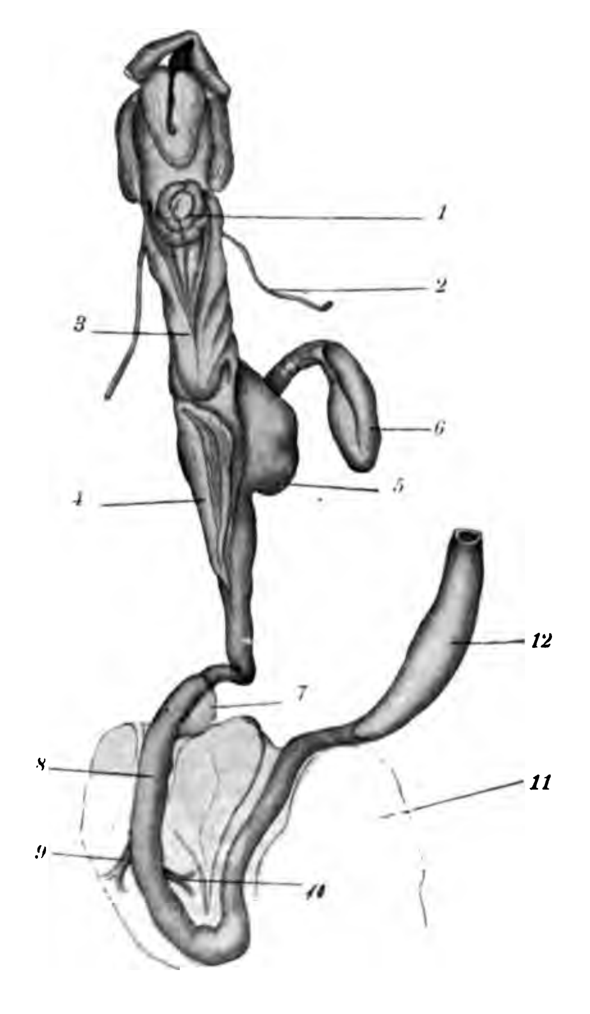



Fig. 278. **Verdauungsapparat von Dolium galea,** nach HALLER, 1893. *1* Vordere dorsale Aussackung des Vorderdarmes, *2* Speicheldrüsengang, *3* hintere dorsale Aussackung des Vorderdarmes, *4* dorsale Wand der Vorderdarmerweiterung (Kropf), *5* ventrale Aussackung, *6* unpaare, subösophageale Drüse, *7* vordere Magenaussackung, *8* Magen, *9* vorderer, *10* hinterer Ausführungsgang der Verdauungsdrüse *11*, *12* Enddarm.

rückgezogenem Rüssel liegt dann der hintere Theil des Oesophagus in Windungen, bei vorgestrecktem Rüssel tritt er in dessen verschiebbaren oder ausstülpbaren Basaltheil hinein.

Nicht selten zeigt, wie oben bemerkt, der auf den langgestreckten Theil des Oesophagus, den sogenannten Rüsseldarm, folgende Abschnitt der carnivoren Monotocardier eine drüsige Erweiterung. Verwickelter liegen die Verhältnisse bei den Doliiden, wo in den vorderen Abschnitt des Oesophagus eine mächtige, unpaare Drüse einmündet, deren Secret durch eine von 2 Falten gebildete Rinne direct in die Pharyngealhöhle geleitet wird (Fig. 278, *6*). Am meisten aber complicirt sich der Oesophagus bei den Rhachiglossa und manchen Toxiglossa, wo sich die genannte Erweiterung als eine grosse, unpaare, compacte Anhangsdrüse vom Darme sondern kann (LEIBLEIN'sche Drüse, Giftdrüse) und noch weitere Drüsen und Erweiterungen am Oesophagus vorkommen können (Fig. 276).

Es ist in jüngster Zeit ausführlich dargethan worden, dass alle diese Erweiterungen und Anhangsdrüsen des Oesophagus als morphologisch gleichwertige Gebilde zu betrachten sind und schliesslich alle aus den Oesophagealtaschen oder wenigstens aus einem Theile der letzteren sich

Fig. 279.

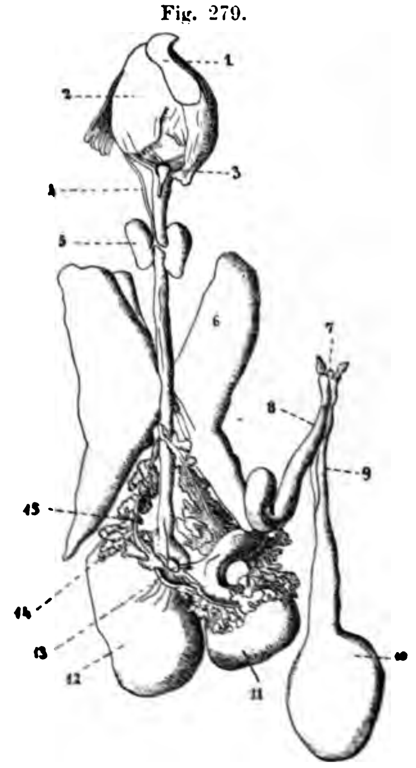


Fig. 280.

Fig. 280. **Skizze der Anatomie von Limacina helicina**, von der rechten Seite, nach Entfernung von Mantel, Herz und Niere, nach PELSENEER, 1888. *1* Flosse (Parapodium), *2* Fuss, *3* centrales Nervensystem (Schlundring), *4* Oesophagus, *5* After, *6* Spindelmuskel, *7* Ausführungsgang der Zwitterdrüse *7*a, *8* Darm, *9* und *10* Platten der Magenbewaffnung, *11* accessorische Drüsen des Geschlechtsapparates, *12* Mantelhöhle, *13* Samenfurche.

Fig. 279. **Darmtractus von Sepia**, nach KEFERSTEIN (BRONN, Thierreich). *1* Kiefer, *2* Pharynx, *3* hinteres Buccalganglion, *4* Ausführungsgang der Speicheldrüsen *5*, *6* Verdauungsdrüse (Leber), *7* After, *8* Enddarm, *9* Ausführungsgang der Farbstoffdrüse (Tintenbeutel) *10*, *11* Magenblindsack, *12* Magen, *13* Ganglion gastricum, *14* „Pancreasanhänge" der Ausführungsgänge *15* (Gallengänge) der Verdauungsdrüse.

herausbildeten. Diese Umwandelungen gingen wiederum im engsten Zusammenhange mit der Umbildung und Verlängerung des vordersten Körperabschnittes vor sich. Auf das Einzelne können wir hier nicht eintreten; wir recapituliren nur kurz: Die Oesophagustaschen der Diotocardier wurden in ihrem hinteren Abschnitte zur Vorderdarmerweiterung (Kropf) vieler Taenioglossen; die drüsige Partie sonderte sich alsdann vom Darme und gab der subösophagealen Drüse von Dolium, dann bei den Rhachiglossen der LEIBLEIN'schen, bei den Toxiglossen der Giftdrüse Ursprung (AMAUDRUT).

Man hat es wahrscheinlich gemacht, dass bei gewissen Prosobranchiern schon im Vorderdarm Verdauung und Resorption stattfindet.

Auch bei Pulmonaten und Opisthobranchiern kommt es gelegentlich zu einer vor dem Magen gelegenen Darmerweiterung (Kropf, Vormagen), und in seltenen Fällen (einzelne Bullidae, Elysiidae, Oxynoëidae) trägt der Oesophagus ein besonderes, kleineres oder grösseres Divertikel.

Der kurze Oesophagus der Scaphopoden zeigt zwei seitliche Drüsendivertikel, die wohl den Schlundsäcken der Chitoniden und Diotocardier entsprechen.

Während unter den Cephalopoden die Decapoden einen als einfaches, dünnes Rohr aufsteigenden Oesophagus besitzen, ist der Oesophagus der Octopoden mit einer ihm seitlich ansitzenden, als Kropf bezeichneten Tasche (Fig. 226) ausgestattet, welche keine drüsige Wandung besitzt und in dem Falle als Nahrungsreservoir dienen kann, wenn der Magen schon mit Nahrung erfüllt ist. Bei Nautilus stellt der Kropf eine sehr grosse, den Magen an Grösse übertreffende, sackförmige Erweiterung des Oesophagus dar (Fig. 290).

## D. Der Mitteldarm mit dem Magen und der Verdauungsdrüse (Mitteldarmdrüse, Leber).

Der Oesophagus führt in einen erweiterten Abschnitt, den Magen. In den Magen öffnen sich die Ausführungsgänge einer bei fast allen Mollusken stark entwickelten Mitteldarmdrüse, welche gewöhnlich als Leber, besser als Verdauungsdrüse bezeichnet wird. Denn diese Drüse spielt durchaus nicht die Rolle der Vertebratenleber, sondern sie übt vielmehr, soweit man bis jetzt darüber unterrichtet ist, eher die Function eines Pancreas oder die vereinigten Functionen der verschiedenen Verdauungsdrüsen des Wirbelthierdarmkanals aus, ohne dass jene bei den Wirbelthieren so weitgehende Arbeitstheilung eingetreten wäre. Die Verdauungsdrüse stellt in den meisten Fällen eine reich verzweigte, bald tubulöse, bald acinöse Drüse dar, welche makroskopisch als ein compactes, in Lappen zerfallendes Organ von brauner, braungelber oder röthlicher Farbe erscheint.

Von Hause aus ist wohl diese Verdauungsdrüse ein paarig und symmetrisch auftretendes Organ, welcher Charakter bei den Mollusken, die die ursprüngliche Symmetrie bewahrt haben, in vielen Fällen klar zu Tage tritt; aber auch bei den asymmetrischen Formen (Gastropoden) legt sich die Leber embryonal in Form zweier Ausstülpungen des Mitteldarmes an, von denen dann freilich die eine Anlage meist verkümmert oder ganz verschwindet. Im Uebrigen zeigt die Verdauungsdrüse beim erwachsenen Thiere ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Ausbildung; ausser dass also ein Lappen verschwinden

kann, verschmelzen in anderen Fällen beide miteinander, oder es tritt weitere Gliederung des einen resp. beider Lappen ein. Es kann sich ferner die Zahl und Lage der Mündungen in den Darm (ursprünglich 2 symmetrisch gelagerte) in verschiedenster Weise ändern.

Gewöhnlich unterscheidet man im Epithel der Verdauungsdrüse 3 Arten von Zellen: Leberzellen (Körnchenzellen), Fermentzellen (Keulenzellen) und Kalkzellen, ohne dass man aber über die specielle Function der einzelnen Zellformen ganz im Klaren wäre. wie denn auch in vielen Fällen die eine oder andere fehlen kann oder wie wiederum die verschiedenen Stadien der secretorischen Thätigkeit ein sehr verschiedenartiges Bild ein und derselben Zellform bedingen können. Für die Pulmonaten, z. Th. auch für die Opisthobranchier und für Cyclostoma unter den Prosobranchiern ist nachgewiesen, dass der sog. Leber neben der verdauenden auch eine excretorische Function zukommt, mit der vor allem die Fermentzellen neben einer weiteren specifischen Zellart betraut sind.

Bei zahlreichen Nudibranchiern löst sich die Verdauungsdrüse in sich verästelnde Darmdivertikel auf, die sich fast nach Art der Gastrokanäle oder Darmäste der Turbellarien im Körper ausbreiten und bis in die Rückenanhänge des Körpers emporsteigen (cladohepatische Nudibranchier), wo sie mit den Nesselkapselsäcken communiciren können (siehe p. 150). Diese Form der „Leber“ macht es von vornherein wahrscheinlich, dass wir es hier mit einem Organ zu thun haben, das nicht etwa bloss verdauende Secrete absondert, sondern sich auch selbst bei der Verdauung und bei der Resorption der Producte der Verdauung betheiligen wird. In der That weiss man schon lange, dass bei den Nudibranchiern Speisebrei in diese Verästelungen des Darmes hineingelangt; aber auch für eine Form mit ganz compacter Leber, nämlich für Helix pomatia, wurde kürzlich der Beweis erbracht, dass in der That in der „Leber“ Aufsaugung oder Resorption der verdauten Nahrung stattfindet.

Unter den Solenogastres besitzt Chaetoderma ein einfaches Mitteldarmdivertikel, welches morphologisch der Verdauungsdrüse der übrigen Mollusken entsprechen dürfte, während bei Proneomenia, Neomenia etc. der gestreckte, gerade Mitteldarm in seinem ganzen Verlaufe mit drüsigen, dicht hinter einander liegenden, senkrecht stehenden, schmalen Seitentaschen ausgestattet ist.

Ein Theil der Mitteldarmdrüse (der der Austrittsstelle des Ausführungsganges zunächst gelegene Theil) und das Drüsenepithel des Ausführungsganges derselben können sich bei Cephalopoden in besonderer Weise differenziren und schliesslich ein distinctes Drüsensystem bilden, das man als Bauchspeicheldrüse oder Pancreas bezeichnet hat.

Nicht selten ist der Magen eine einseitige Ausbuchtung der Mitteldarmwand, so dass die Einmündungsstelle des Oesophagus in den Magen (Cardia) der vom Magen in den Dünndarm führenden Oeffnung (Pylorus) mehr oder weniger genähert ist. Es kann dann eine Art directer Verbindung zwischen Cardia und Pylorus bestehen, indem zwischen beiden eine von Längsfalten begrenzte wimpernde Furche oder Rinne verläuft, die sich übrigens auch in die angrenzenden Darmabschnitte fortsetzen kann.

Bei den Cephalopoden mündet der Ausführungsgang der Verdauungsdrüse (der sogenannte Lebergang, Gallengang) nicht direct in

den Magen, sondern in eine blindsackartige Ausstülpung desselben, das Spiralcoecum.

Ein Divertikel des Magens sehr vieler Lamellibranchier enthält in seinem Lumen eine stabförmige, gallertige Cuticularbildung, den Krystallstiel. Entsprechende Bildungen kommen auch bei Prosobranchiern, blindsackartige Anhänge des Magens bei den Gastropoden überhaupt ziemlich verbreitet vor.

Der Magen vieler Opisthobranchier trägt an seiner Innenwand in verschiedener Weise cuticulare Zähne, Zahnplatten, Kieferplatten etc., welche zur weiteren Verkleinerung der Nahrung dienen. Es ist dann die Muskelwand des Magens stark entwickelt. Ein stark entwickelter Muskelmagen findet sich auch bei manchen Pulmonaten. In den meisten dieser Fälle zerfällt der Magen in mehrere, hinter einander liegende Abtheilungen, von denen aber ein Theil nicht dem Mitteldarm, sondern dem Endabschnitt des Oesophagus zuzurechnen ist.

Auf den Magen folgt als engerer, röhrenförmiger Abschnitt des Mitteldarmes der Dünndarm (Intestinum), welcher gewöhnlich in Windungen oder Schlingen verläuft, die bei den herbivoren und detritivoren Mollusken zahlreicher als bei den räuberischen Weichthieren sind.

Bei vielen Mollusken zeigt sich dorsal im Darmrohr eine Faltenbildung des Dünndarmepithels; wenn diese Falten, wie das meist der Fall ist, paarig auftreten, begrenzen sie eine Rinne; man hat diese Bildung mit der Typhlosolis mancher Anneliden verglichen.

Magen, Dünndarm und Verdauungsdrüse bilden zusammen mit einem Theil der Geschlechtsorgane den ganzen oder doch den weitaus grössten Theil des Eingeweidesackes, da wo ein solcher entwickelt ist.

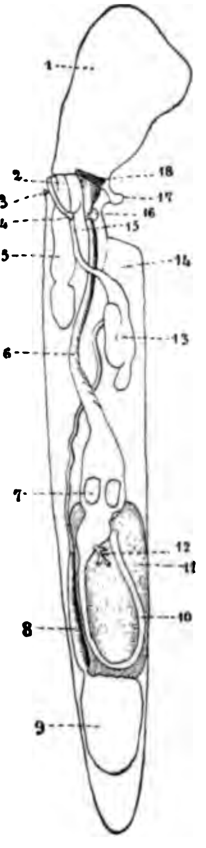



Fig. 281. **Skizze der Anatomie von Clio striata,** von der rechten Seite; das auf dieser Seite liegende Herz, die Niere und der Mantel sind entfernt; nach PELSENEER, 1888. *1* Flosse (Parapodium), *2* Penisöffnung, *3* rechter Tentakel, *4* Geschlechtsöffnung, *5* Penis, *6* Oesophagus, *7* Platten der Magenbewaffnung, *8* Ausführungsgang der Gonade, *9* Gonade, *10* Darm, *11* Verdauungsdrüse (Leber), *12* ihre Ausführungsgänge (abgeschnitten), *13* Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparates, *14* Mantelhöhle, *15* Endabschnitt des Ausführungsganges der Gonade, *16* Centralnervensystem (Ganglienring), *17* Fuss, *18* Pharynx.

a) Mitteldarm der Amphineuren. Bei den Chitoniden (Fig. 272 und 282) treffen wir die bei den übrigen Mollusken bestehende Sonderung des Mitteldarmes in Magen, Verdauungsdrüse und Dünndarm. Die Topographie des Magens ist in den meisten Fällen, so gerade bei dem abgebildeten der Acanthopleura echinata, ziemlich complicirt. Von oben oder unten betrachtet, stellt der Magen einen länglich-viereckigen Sack dar, der ziemlich weit vorn im Körper liegt. Cardia und Pylorus finden sich auf der Dorsalseite. Auf dieser Seite ist auch der Magen durch eine tiefe Rinne, die von vorne nach hinten verläuft, eingedrückt. Diese Furche liegt nicht median, sondern auf der rechten Seite; in ihr sind ein Theil der Verdauungsdrüse und der Radulascheide eingebettet. Die linke Magenhälfte wird ebenfalls dorsal durch eine zur vorhergehenden

senkrecht stehende Rinne in eine vordere und hintere Partie geschieden. Vorn ist die Magenwand durch die Zuckerdrüsen, hinten durch die Verdauungsdrüse eingestülpt. In einzelnen Fällen, die als ursprüngliches Verhalten aufgefasst werden müssen (z. B. bei Nuttalochiton) ist der Magen einfach spindelförmig und nicht von der Verdauungsdrüse eingebuchtet. Die letztere ist paarig, aber stark asymmetrisch. Die ursprünglich rechte Hälfte (rechte Leber) verdient nach ihrer Lage eher den Namen Vorderleber. Sie ist die kleinere, gliedert sich in mehrere Lappen und liegt zum grossen Theile in den beschriebenen dorsalen Rinnen des Magens. Die grössere linke oder Hinterleber zerfällt in 2 Hauptlappen, die grösstentheils zwischen den Darmschlingen eingebettet sind. Jede der beiden Hälften der Verdauungsdrüse mündet durch je einen Porus dorsal in den Pylorusabschnitt des Magens. Bei ganz jungen Thieren (Ischnochiton) tritt diese Verdauungsdrüse noch als vollständig symmetrisches Organ auf, dessen nachherige vordere Hälfte rechts, dessen spätere hintere Hälfte links vom Darm liegt; beide Theile münden durch zwei symmetrisch gelagerte Oeffnungen aus. Bei einigen Formen vereinigen sich beide Lebermündungen zu einem gemeinsamen Porus. Die Länge des Dünndarmes, der eine Reihe typisch gelagerter Schlingen bildet, wechselt, ist aber stets beträchtlich (mehrmals Körperlänge). Fast alle Chitoniden sind phytophag.

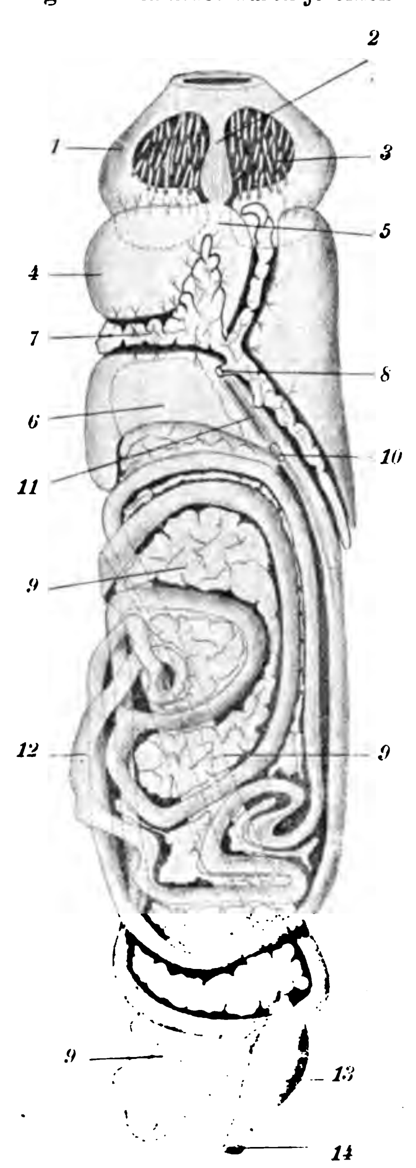



Fig. 282. **Oesophagus, Mittel- und Enddarm mit Anhangsdrüsen von Acanthopleura echinata (Chitonidae)**, von oben, nach PLATE, Anat. Chit., 1897. *1* Zuckerdrüse, *2* Oesophagus, *3* Retractoren, *4* Magen. *5* Cardia, *6* Pylorus. *7* rechte vordere Leber, *8* Oeffnung derselben, *9* linke hintere Leber, *10* Oeffnung derselben, *11* Rinne zwischen den beiden Leberöffnungen, *12* Mitteldarm, *13* Enddarm, *14* Anus.

Bei den Solenogastres ist im Gegensatz zu den Chitoniden keine Sonderung des Mitteldarmes in Magen und Dünndarm zu constatiren. Der Mitteldarm verläuft gestreckt und gerade durch den Leib, den er zum grössten Theil ausfüllt. Die drüsigen, als „Leberdivertikel“ aufgefassten Seitentaschen des Mitteldarmes von Neomenia, Proneomenia etc. kommen dadurch zu Stande, dass von beiden Seiten her schmale, senkrecht und quer stehende Septen (Fig. 283) gegen sein Lumen vorspringen, in welchen Muskelfasern zum rudimentären Fuss heruntersteigen, und in welchen Blutlacunen reichlich vorhanden sind. Bei Proneomenia Sluiteri (P.

Langi) kann man in der durch die Figur veranschaulichten Weise jederseits Septen erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung unterscheiden. Die Septen der rechten alterniren mit den Septen der linken Körperseite. In der dorsalen Mittellinie zieht sich der Mitteldarm zu einer schmalen, in die Geschlechtsdrüse tief einschneidenden, bewimperten Längsfurche aus, und auch medio-ventral ist der Darm bewimpert.

b) Die Verdauungsdrüse der Gastropoden ist, wie schon allgemein für die Mollusken gezeigt wurde, ein ursprünglich paariges, symmetrisches Organ. Dieser Charakter tritt jedoch selten klar hervor; annähernd paarig und symmetrisch erscheint sie bei wenigen Rhipidoglossen (Cemoria, Fig. 284) und bei Valvata unter den Taenioglossen. Sonst aber prägt sich die allgemeine Asymmetrie im Körperbau auch bei diesem Organ aus, indem die eine Hälfte, und zwar bei den rechtsgewundenen Formen die rechte, bei den linksgewundenen die linke, verkümmert und die andere Hälfte sich dafür um so stärker entwickelt. Das kann so weit gehen, dass überhaupt nur eine Leberhälfte beim erwachsenen Thiere erhalten bleibt; aber auch bei solchen Formen (z. B. Paludina) treten embryonal 2 symmetrische Anlagen der Verdauungsdrüse auf, von denen dann eine sich vollständig zurückbildet. Im einzelnen Falle sind aber die Verhältnisse oft schwer zu deuten, was damit zusammenhängt, dass diese Verdauungsdrüse als sehr formveränderliches Organ sich secundär in mannigfacher Weise gliedern, die einzelnen Theile verschieben und wiederum verschmelzen lassen kann; dazu kommt noch, dass die Zahl der Mündungen wechseln kann von einer bis zu mehreren; gewöhnlich sind allerdings, der ursprünglichen paarigen Anlage entsprechend, 2 vorhanden.

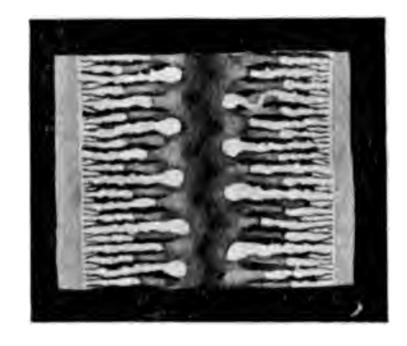


Fig. 283. **Horizontalschnitt durch ein Stück der mittleren Gegend des Körpers von Proneomenia Sluiteri (P. Langi).** Man sieht die von rechts und links in die Mitteldarmhöhle vorragenden Septen erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung. In der Tiefe die dorsale Wand des Mitteldarmes und seine Rinne, welche in die Zwitterdrüse einschneidet (vergl. Fig. 68).

Die Wandungen der Verdauungsdrüse zeigen dieselbe Schichtenfolge wie die Darmwandung. Bezüglich der das Drüsenepithel bildenden Ferment-, Leber- und Kalkzellen, besonders auch ihrer physiologischen Bedeutung verweisen wir im Allgemeinen auf die histologischen und physiologischen Originalarbeiten und beschränken uns darauf, hier kurz die Resultate einer jüngst zur Feststellung der Functionen der Leber von Helix pomatia durchgeführten Untersuchung wiederzugeben, wobei ausdrücklich hervorgehoben werden soll, dass diese Ergebnisse zu einem guten Theil schon früher Bekanntes bestätigen. In den Fermentzellen, die besser als Secretzellen zu bezeichnen sind, wird ein Secret bereitet, das sich in den Magen ergiesst und hier die Verdauung von Kohlehydraten (Stärke und vor allem auch Cellulose) vermittelt. Die Verdauungsdrüse von Helix pomatia und verwandten Formen ist im Stande, grosse Quantitäten von Kohlehydraten in Form von Glycogen aufzuspeichern (Uebereinstimmung mit der Leber der Wirbelthiere); ferner functionirt sie als Speicherorgan für Fett (Kalkzellen) und Calciumphos-

phat, welch letzteres ebenfalls als Reservematerial zu betrachten ist. Dann kommt dieser „Leber“, wie wir bereits erwähnt haben, eine ganz wesentliche, vielleicht ausschliessliche Rolle bei der Resorption der Verdauungsproducte zu. Die Aufsaugung erfolgt in erster Linie durch die sogen. Leberzellen, die deshalb eher Resorptionszellen genannt werden sollten. Die Lösung der Cellulose geschieht durch ein specifisches Enzym: die Cytase.

Bei den Rhipidoglossen lassen sich die beiden Leberhälften noch leidlich unterscheiden, auch sind gewöhnlich 2 Mündungen in den Magen vorhanden, die im vorderen Abschnitt desselben liegen. Bei den Fissurelliden kann die Zahl der Mündungen auf 3 steigen, in sofern die linke Leberhälfte stärker entwickelt ist und in 2 Lappen zerfällt. Bei Haliotis und den Trochiden kann man an der äusserlich unpaaren Verdauungsdrüse immerhin einen kleineren vorderen Abschnitt, die rechte Hälfte, und einen grösseren hinteren, die linke Hälfte, unterscheiden; die beiden Mündungen liegen nicht neben, sondern hinter einander (Fig. 284 und 285).

Die Docoglossen zeigen (abgesehen von einigen Acmaeiden) eine äusserlich unpaare Drüse mit nur einer Mündung; es ist fraglich, ob hier die beiden Hälften verschmolzen sind, oder ob eine vollständig unterdrückt wurde.

Fig. 284. **Darmkanal von Cemoria noachina,** von oben, nach HALLER, 1894. *1* Mundöffnung, *2* Speicheldrüse, *3* Radulatasche, *4* Schlundsäcke (Vorderdarmerweiterung), *5* Oesophagus, *6* flimmernde Partien des Magenepithels (gestrichelte Linien), *7* Magen, *8* linke, *9* rechte Hälfte der Verdauungsdrüse (Leber), *10* Mündungen der beiden Leberhälften in den Magen in der Nähe der Oesophagusmündung, *11* Mitteldarm, *12* Analdrüse, *13* After.

Bei den höheren Prosobranchiern, ausgenommen Valvata, ist meist nur eine Hälfte der Verdauungsdrüse, bei rechtsgewundenen Formen die linke, gut ausgebildet, die andere aber reducirt; die Reduction geht bei einigen Formen bis zum vollständigen Schwunde, so bei Paludina, Rissoa, Pachylus, Semisinus, Cerithium. In diesem letzten Falle erhält sich auch nur eine Mündung in den Magen. Sonst sind gewöhnlich 2 vorhanden; diese entfernen sich hie und da weit von einander, so dass die eine an den Anfang, die andere an das Ende des Magens zu liegen kommt (Natica, Ranella, Cassidaria, Rhachiglossa); in diesen Fällen sind die beiden Leberhälften an Grösse nur unbedeutend verschieden, oft übrigens vollständig mit einander verschmolzen. Diese Gleichwerthigkeit wird aber erst secundär wieder erreicht, indem anfangs

auch der eine Lappen überwiegt und der andere dann durch nachträgliches Wachsthum die Grösse des Partners erhält.

Für die Pulmonaten und Opisthobranchier gilt das Gleiche, auch ursprünglich 2 Leberanlagen, von denen aber meist eine prädominirt; im Uebrigen herrscht auch hier grosse Variation, sowohl was die Form der Verdauungsdrüse, als die Zahl der Mündungen ihrer Ausführungsgänge anbetrifft.

Bei einem Theile der Nudibranchier löst sich, wie schon erwähnt, die Verdauungsdrüse in ein System von drüsigen Darmästen auf (sogen. „diffuse Leber"). Greifen wir einen instructiven Fall heraus, so sehen wir bei den Aeolidiern (Beispiel Tergipes) 3 Darmäste aus dem Magen entspringen, 2 vordere seitliche und einen hinteren unpaaren. Diese verästeln sich in der Leibeshöhle, und schliesslich steigen ihre letzten Aeste oder Läppchen in die Rückenanhänge empor. Der Darminhalt kann bis in die letzten Verzweigungen dieser „diffusen Leber" vordringen (Fig. 286).

Man kann übrigens innerhalb der Nudibranchier die Auflösung der compacten Verdauungsdrüse in eine „diffuse Leber", d. h. die Lockerung, das Freiwerden und die Ausbreitung der in der compacten Drüse dicht aneinander liegenden Drüsenschläuche fast Schritt für Schritt verfolgen. So bildet bei den Tritoniiden die Verdauungsdrüse eine grosse, zusammenhängende Masse. Bei anderen Familien, z. B. den Tethymelibiden, Lomanotiden, Dendronotiden, Bornelliden, Scyllaeiden, sondert sich die Verdauungsdrüse in 2 vordere „Nebenlebern" und eine hintere „Hauptleber", von denen aber Drüsendivertikel abgehen, welche in die Rückenanhänge eintreten. Schliesslich lösen sich auch die Haupt- und Nebenlebern in gesonderte „Leberäste" auf (Aeolidier), die in einigen Fällen anastomosiren. Der unpaare, hintere Hauptast der „diffusen Leber" giebt besonders zahlreiche Seitenzweige ab, er erweitert sich häufig schlauchförmig und kann dann einer gestreckten Gallenblase oder einem hinteren Magenblindsack verglichen werden. Bei Phyllirhoë, einer pelagischen Form, die der Rückenanhänge entbehrt, vereinfacht sich die „diffuse Leber" auf 4 unverästelte Blindschläuche, von denen die beiden vorderen getrennt, die beiden hinteren vereinigt in den Magen einmünden (Fig. 21). Auch diese complicirte Form der Verdauungsdrüse geht, wie für Aeolis nachgewiesen wurde, aus einer paarigen Embryonalanlage hervor, von der die eine, linke, die Hauptmasse der definitiven Leber liefert. Die Symmetrie, die sich beim Organ des erwachsenen Thieres zeigt, ist also auch hier wieder secundär aufgetreten.

Bei den Prosobranchiern zeigt der Magen im Allgemeinen ziemlich dünne Wände: häufig lässt sich ein vorderer, an den Oesophagus sich anschliessender Abschnitt, der secretorische Function besitzt, von einem hinteren, resorbirenden Theile, dem sich der Dünndarm anreiht, unterscheiden. Am vorderen Abschnitte tritt hie und da ein längeres oder kürzeres Coecum (einzelne Fissurellidae, Haliotis, Trochus [Fig. 285]) auf; blindsackartige Anhänge des Magens finden sich aber auch sonst bei Prosobranchiern, sowie unter den Opisthobranchiern besonders bei vielen Pteropoda thecosomata (Pyloruscoecum) und unter den Pulmonaten bei einer Reihe von Basommatophoren; meist sind sie dann am hintersten Abschnitte des Magens, in der Nähe der Lebermündungen, gelegen.

Der Magen mancher Opisthobranchier besteht aus 2 durch eine Einschnürung getrennten Abtheilungen. Er trägt bei einigen Formen, z. B. den Bullidae, den Pteropoda thecosomata, den Aplysiidae,

den Peltidae unter den Tectibranchiern, bei Marionia, Scyllaea, Bornella, Melibe unter den Nudibranchiern eine Bewaffnung mit harten, chitinigen Platten, Dornen, Zähnen u. s. w., die auf seiner Innenwand in verschiedener Zahl und Anordnung vorkommen können (Fig. 280, 281). Seine Wand ist dann stark musculös. Bei den Aplysiidae kommen 2 derartig bewaffnete Kaumagen vor; an sie schliesst sich das eigentliche Intestinum an, das gleich am Anfang einen Blindsack trägt, in den die Lebergänge münden. Die Nahrung muss durch dieses Coecum passiren.

Unter den Pulmonaten findet sich besonders bei den primitiveren Formen ein stark musculöser Magen; häufig sind mehrere Abtheilungen, gewöhnlich 3, vorhanden. Einen Muskelmagen besitzen viele Basommatophoren (sehr stark entwickelt bei den jüngst aufgefundenen, merkwürdigen, kiementragenden Formen: Miratesta, Protancylus), dann die Oncidiiden, Vaginula und Bulimus unter den Stylommatophoren.

c) Der Mitteldarm von Dentalium (Fig. 287) besteht aus einem schlingenförmigen, auf sich selbst zurückgebogenen Magenschlauch und einem knäuelförmig aufgewundenen, hinter dem Oesophagus liegenden Dünndarm. In den Magen münden mit weiten Oeffnungen die beiden im oberen Theile des Körpers gelegenen Verdauungsdrüsen, über deren Gestalt die Fig. 287 die beste Auskunft ertheilt. Auch ein kleiner Magenblindsack kommt vor.

Bei Siphonodentalium ist die Anordnung der Verdauungsdrüse eine wesentlich andere; man kann hier eine vordere, vor dem Geschlechtsorgan gelegene Portion, die auf der linken Seite in den Magen mündet, unterscheiden von einer hinteren Portion, die aus 2, vom oberen Ende des Magens ausgehenden, nach oben ziehenden, schlauchförmigen Divertikeln besteht.

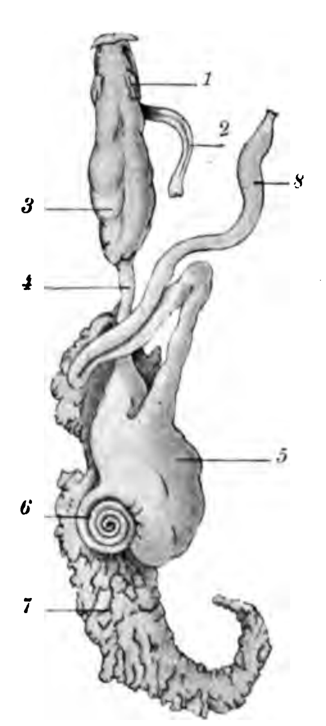



Fig. 285. **Darmkanal von Trochus gibberosus**, von oben, nach HALLER, 1894. *1* Speicheldrüsen, *2* Radulascheide, *3* Vorderdarmerweiterung (Schlundsäcke), *4* Oesophagus, *5* Magen, *6* Spiralcoecum, *7* Verdauungsdrüse, *8* Enddarm.

d) Der unter dem vorderen Schalenmuskel der Lamellibranchier liegende Oesophagus erweitert sich in der vorderen Basis des Fusses zu dem Magen, der etwas in das Innere des Fusses heruntersteigt. Im hinteren Grunde des Magens liegen 2 Oeffnungen, die eine ist der Pylorus und führt in den Dünndarm, der im Innern der Fussbasis in einer geringeren oder grösseren Zahl von Windungen verläuft; die andere führt in ein röhrenförmiges Divertikel, die Krystallstielscheide. In den Magen mündet mit 2 oder mehr Oeffnungen die ansehnliche, reich verästelte, acinöse Verdauungsdrüse (Leber), welche mit dem Magen im vorderen Theile der Fusshöhle liegt. Der Magen besitzt gelegentlich (Pholas, Jouannetia, Teredo) ausser der Krystallstielscheide noch einen zweiten Blindsack. Auf der inneren Magenwand kommt bei allen Muscheln

eine verschieden dicke, gallertige Cuticularbildung (dreizackiger Körper, flêche tricuspide) vor, die sich in den ebenfalls gallertigen Krystallstiel fortsetzt. Der Krystallstiel selbst wird von dem Epithel der Scheide, in der er steckt, als Cuticularbildung in concentrischen Schichten abgesondert. Ueber die Rolle dieser gallertigen Bildungen ist die recht plausible Ansicht geäussert worden, dass sie dazu

Fig. 286.

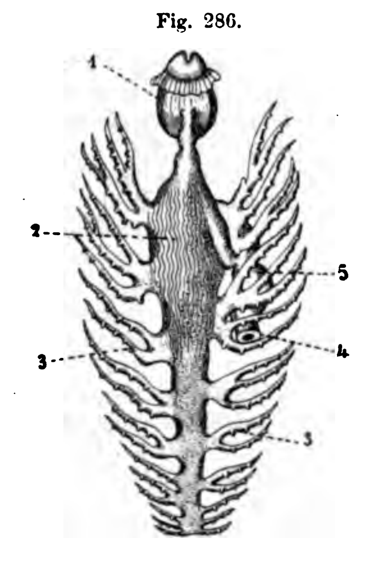



Fig. 286. **Darmsystem von Aeolis**, nach SOULEYET, Voy. Bonite. *1* Pharynx, *2* Magen, *3* verästelte Verdauungsdrüse (Leber), *4* After, *5* Enddarm.

Fig. 287.

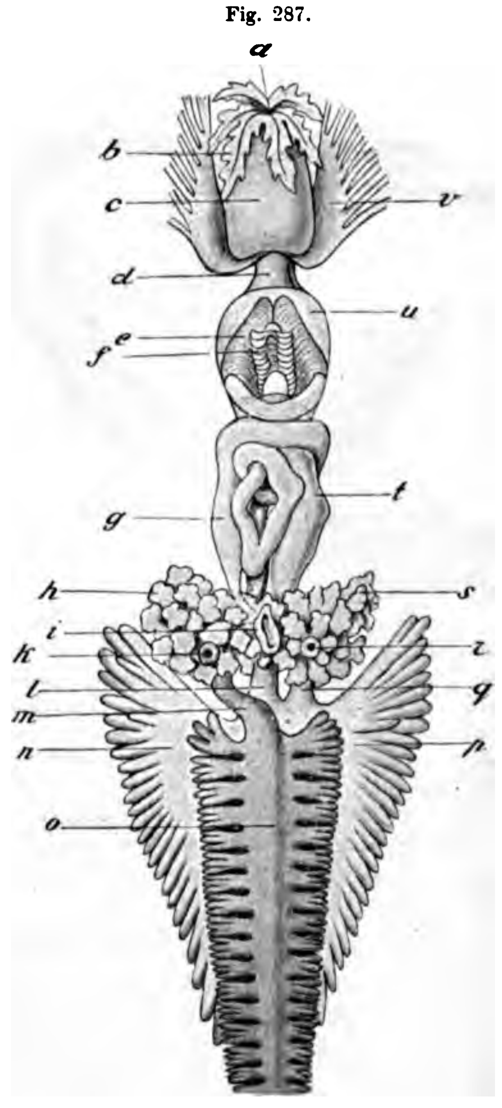



Fig. 287. **Darm, Niere und Geschlechtsorgane von Dentalium**, von der Hinterseite, nach LACAZE-DUTHIERS, 1856, combinirt von LEUCKART (Wandtafeln). *a* Mund, *b* blattförmige Mundtentakel, *c* Schnauze, *d* Eingang zum Pharynx, *e* Pharynx mit Radula *f*, *g* Enddarm, *h* rechte Niere, *i* After, *k* rechte Nephridialöffnung, *l* und *q* Ausführungsgänge der Verdauungsdrüse *n*, *m* und *o* Gonade, *n* und *p* Verdauungsdrüse (Leber), *r* linke Nephridialöffnung, *s* linke Niere, *t* Magen, *u* Pharynx, *v* Lappen oder Segel, auf welchen die Fadententakel (Fangfäden) inseriren.

dienen, Fremdkörperchen, die mit der Nahrung in den Darm hineingelangen, wie z. B. scharfkantige Sandkörnchen, mit einer schleimigen Hülle zu umgeben, um so eine Verletzung der zarten Darmwand zu verhüten und die Fortbewegung der Partikelchen im Darm zu erleichtern. Der

Krystallstiel ragt mit der Spitze frei ins Darmlumen vor (Fig. 288). Er liegt bei einigen Formen nicht in einer gesonderten Scheide, sondern in einer Darmrinne (Najaden, Cardium, Mytilus, Pecten etc.). Dreizackiger Körper und Krystallstiel sind vergängliche Bildungen, die wahrscheinlich periodisch neu erzeugt werden. Aehnliche Bildungen sind übrigens auch im Magen verschiedener Gastropoden beobachtet worden.

Bei den niederen Lamellibranchiern, den Nuculiden und den Solemyidae, ist die Krystallstielscheide nur sehr wenig entwickelt oder 0. Schwach entwickelt ist sie auch bei den Arcidae.

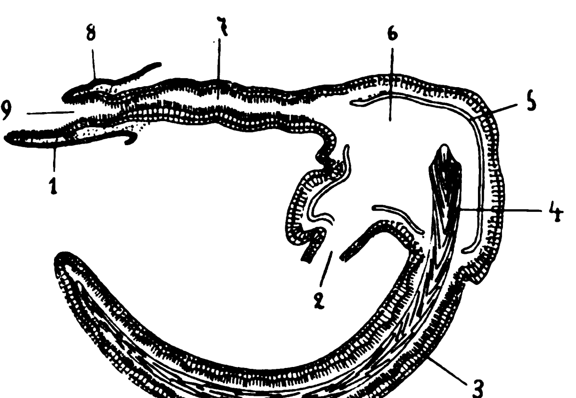



Fig. 288. **Längsschnitt durch den vorderen Theil des Darmkanales von Donax trunculus,** nach BARROIS, 1889. *1* Unterlippe, *2* Dünndarm, *3* Krystallstielscheide, *4* Krystallstiel, *5* dreizackiger Körper, *6* Magenhöhle, *7* Oesophagus, *8* Oberlippe, *9* Mundöffnung.

Die Septibranchiaten (Poromya, Cuspidaria) unterscheiden sich vor den anderen Lamellibranchiern durch das Fehlen der Windungen und die daraus resultirende Kürze des Dünndarmes. Beinahe ohne jede Windung ist der Darm auch bei Solemya. (Bezüglich des Darmes der Lamellibranchier vergl. Fig. 31, 34, 35, 36, 37, 38, 151 und 302.)

e) Der Magen der Cephalopoden liegt immer im dorsalen Theile des Eingeweidesackes als ein Sack mit stark entwickelter Muskelwand. Er besitzt immer einen blindsackförmigen Anhang (Magenblindsack, Spiralcoecum, Fig. 289, 279) von verschiedener Gestalt und Grösse, in welchen die Verdauungsdrüse (Leber) einmündet. Dieser Blindsack ist ein Reservoir für die Secrete der Verdauungsdrüse. Die Nahrung tritt nie in ihn hinein, und es finden sich sogar an der Stelle, wo der Blindsack in den Magen mündet, Klappenvorrichtungen, welche wohl eine Entleerung des im Blindsack angesammelten Secretes in den Magen gestatten, aber einen Eintritt des Mageninhaltes in den Blindsack verhindern.

Bei Nautilus ist der Magen in einen Vormagen, in welchen der Oesophagus mündet und einen Muskelmagen geschieden. Der erste Abschnitt setzt sich weiter fort in eine enge Partie, welcher der Blindsack aufsitzt. So scheint es, dass hier der letztere in den Dünndarm münde (Fig. 290). Eine Rinne, die von dem Blindsack weg gegen den Dünndarm zu verläuft und welche das Secret der Verdauungsdrüse zu leiten hat, bezeichnet mit ihrem hinteren Ende die Grenze des Magens gegen den Dünndarm. Der blindsackförmige Anhang stellt eine kleine, rundliche Blase dar, in deren Lumen zahlreiche Lamellen vorspringen. Rundlich oder eiförmig ist er auch bei Sepia und Sepiola, schwach entwickelt bei Rossia, sehr lang und spitz endigend bei Loligo und Sepioteuthis, am blinden Ende mehr oder minder spiralig aufgerollt bei allen Oegopsiden und Octopoden.

Die wohl entwickelte Verdauungsdrüse scheint sich auch da paarig anzulegen, wo sie beim erwachsenen Thier unpaar ist. Die ganze, stark baumförmig verästelte Drüse ist von einer gemeinsamen Haut derart umgeben, dass sie äusserlich den Eindruck einer compacten Drüse macht.

Die Verdauungsdrüse von Nautilus besteht aus einer rechten und linken Hälfte, von denen jede wieder weiter gegliedert ist: die linke in 2 Lappen, die rechte ebenfalls in 2; von diesen zerfällt der äussere Lappen nochmals in 5 Theile. Alle diese Stücke liegen um den Kropf herum. Die beiden Hauptlappen (Hälften) münden je durch einen besonderen Ausführungsgang in den Blindsack des Magens (Fig. 290).

Auch bei den Dibranchia liegt die Verdauungsdrüse immer ventralwärts vom Magen, in der Umgebung des zum Magen aufsteigenden Oesophagus. Sie ist ungetheilt, rundlich oder eiförmig bei den Octopoden, Oegopsiden und Sepiola. Bei Loligo und Sepioteuthis wird sie von Oesophagus und der Aorta durchbohrt, bei Enoploteuthis durch diese Organe in ihrer dorsalen Hälfte in 2 Zipfel getheilt; ähnlich verhält sich Rossia. Bei Sepia und Spirula ist die Verdauungsdrüse in 2 seitliche Lappen getheilt, die bei Sepia gesondert sind, bei Spirula aber in der Mittellinie zusammenhängen.

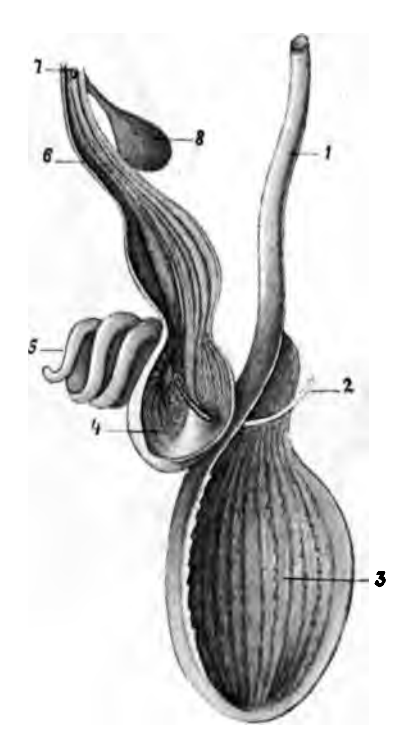



Fig. 289. **Darmkanal von Loligo sagittata** (ohne Pharynx und Speicheldrüsen), zum Theil aufgeschnitten, aus GEGENBAUR, Vergl. Anatomie (nach HOME). *1* Oesophagus, *2* Sonde, in den Pylorus eingeführt, *3* Magen, *4* Magenblindsack mit Spiralcoecum *5*, *6* Enddarm, *8* Tintenbeutel, *7* seine Mündung in den Enddarm.

Immer sind 2 Ausführungsgänge (Gallengänge) vorhanden, welche, der Medianebene genähert, vom oberen Theil der Verdauungsdrüse entspringen und mit einem vereinigten Endabschnitt oder getrennt in den Magenblindsack münden.

Ueber das sogenannte Pankreas (Bauchspeicheldrüse) der Cephalopoden ist morphologisch Folgendes ermittelt worden. Es ist ursprünglich ein besonders differenzirter Theil der Verdauungsdrüse und liegt bei den Octopoden als ein von dieser durch andere Farbe leicht zu unterscheidender Theil in derjenigen Gegend der Verdauungsdrüse, aus welcher ihre Ausführungsgänge entspringen. Bei Loligo finden wir die Drüse in der stark verdickten Wand der Ausführungsgänge selbst. Sie besteht hier aus zahlreichen, drüsigen, anastomosirenden Ausstülpungen des Epithels der Ausführungsgänge in ihre Wand. Bei den übrigen Decapoden brechen diese Drüsenausstülpungen aus der Wand der Ausführungsgänge

der Verdauungsdrüse in die umgebende Leibeshöhle vor, und es erscheint dann jeder Ausführungsgang in seiner ganzen Länge von zahlreichen, bald traubigen, bald baumförmig verästelten „Pankreasanhängen" besetzt. Das Pankreassecret enthält Diastase und scheint nur einen Theil der Functionen der Verdauungsdrüse auszuführen, nämlich denjenigen, welcher den verdauenden Leistungen der Speicheldrüsen der höheren Wirbelthiere entspricht.

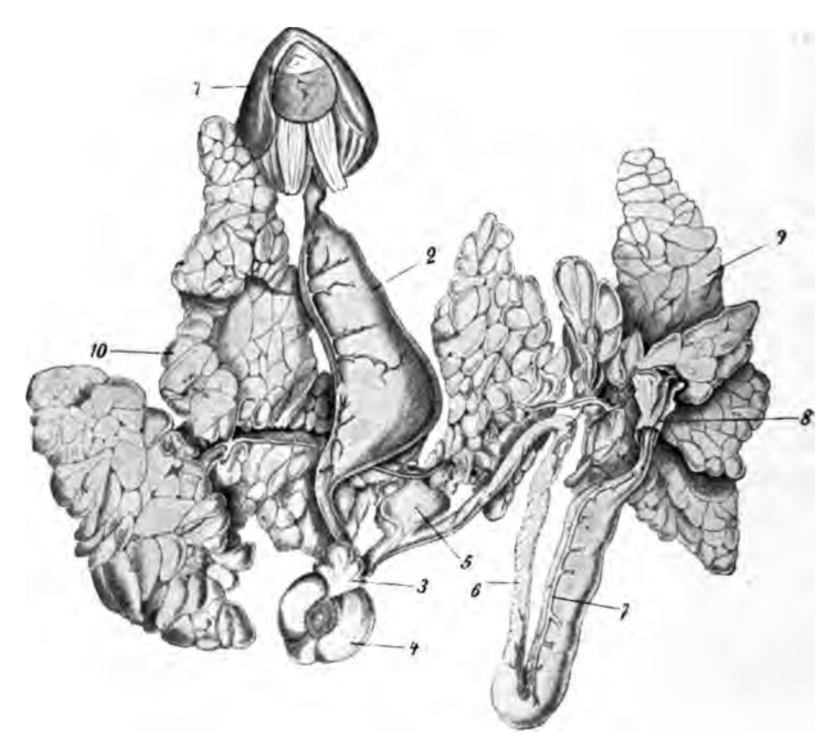



Fig. 290. **Darmkanal von Nautilus Pompilius**, nach HALLER (SEMON, Zool. Forschgsreis., 1894). Die einzelnen Theile auseinandergelegt, der Enddarm auf den äusseren Lappen der rechten Leberhälfte gebracht. *1* Pharynx, *2* Kropf, *3* Drüsenmagen, *4* Muskelmagen, *5* Magenblindsack, *6* Dünndarm, *7* Blutgefäss, *8* Enddarm, *9* rechte Hälfte, *10* linke Hälfte der Verdauungsdrüse.

Der Dünndarm, in welchem wohl allgemein bei den Mollusken (wenn auch nicht ausschliesslich, siehe die Bemerkungen oben p. 300 und 304) die Resorption der verdauten Nahrung stattfindet, ist bei den (carnivoren) Cephalopoden kurz und macht nur bei Tremoctopus violaceus mehrere Windungen.

### E. Der Enddarm (Mastdarm, Rectum)

ist bei den Mollusken meist kurz. Wo er sich schärfer von dem Dünndarm absetzt, erscheint er diesem gegenüber gewöhnlich dadurch ausgezeichnet, dass er dicker und stärker musculös ist.

Bei der grossen Mehrzahl der Lamellibranchier und bei fast allen Rhipidoglossen unter den Diotocardiern durchbohrt der Enddarm die Herzkammer, eine Thatsache, welche neben so

vielen anderen für die engere Verwandtschaft dieser beiden Abtheilungen spricht.

Der Enddarm ist bei gewissen Mollusken, nämlich bei den Scaphopoden, bei einigen Prosobranchiern (Muricidae, Purpuridae) und bei den Cephalopoden mit einer Anhangsdrüse, Analdrüse ausgestattet, welche besonders bei den Cephalopoden als Tintenbeutel allgemeiner bekannt ist.

Die Rectaldrüse von Dentalium ist eine verästelte, acinöse oder tubulöse Drüse, welche nach einer Angabe mit 6 getrennten Ausführungsgängen, nach einer anderen mit einem einzigen in den Enddarm mündet. Ihre Function erscheint zweifelhaft, um so mehr, als ihr Inneres von einem Wimperepithel ausgekleidet wird. Nach einer Ansicht würde sie im Dienste der Respiration stehen, indem das Athemwasser durch Schluckbewegungen des Rectums aufgenommen wird.

Die bei einigen Rhachiglossen (Monoceros, Purpura, Murex) existirende Analdrüse ist immer dunkel gefärbt (braun, violett) und bildet entweder einen vielfach ausgebuchteten Drüsenschlauch oder eine acinöse Drüse mit axialem Ausführungsgang. Immer mündet sie nahe dem After in den Enddarm.

Auch bei einigen anderen Prosobranchiern, z. B. Fissurelliden, Naticiden, Strombiden ist eine kleine Enddarmdrüse beobachtet worden.

Unter den Pulmonaten zeigen gewisse Oncidiiden eine ampullenförmige Erweiterung des Enddarmes, vor welcher unmittelbar eine längere, schlauchförmige Drüse einmündet, deren Secret die Sandmengen im Rectum schlüpfrig machen soll.

Der Tintenbeutel der Cephalopoden (Fig. 291), welcher nur bei Nautilus, Cirroteuthis und einigen Octopusarten fehlt, ist eine stark entwickelte Analdrüse. Sie mündet in den Enddarm nahe dem After. Das von ihr abgesonderte Secret, die Tinte oder der Sepiafarbstoff, bestehend aus äusserst kleinen Pigmentpartikelchen, wird mit Vehemenz aus dem Tintenbeutel und von da durch den Trichter nach aussen entleert, vertheilt sich rasch im Wasser und bildet um das Thier herum eine Pigmentwolke, welche dasselbe den Augen des Feindes entzieht.

Gestalt und Lage des Tintenbeutels (vergl. auch Fig. 279, 311 u. 312). Die typische Lage des Tintenbeutels ist die vor dem Rectum, d. h. in der Schlinge, welche durch den vom Mund aufsteigenden und den zum After heruntersteigenden Schenkel des Darmes gebildet wird. Sehr klein ist der Tintenbeutel bei Spirula, Enoploteuthis und Sepioteuthis. Sowohl in der Reihe der Decapoden, als in der Reihe der Octopoden wird er fortschreitend grösser und lässt dabei immer deutlicher eine Sonderung in einen sackförmigen Theil und einen in den Enddarm vor dem After ausmündenden Ausführungsgang erkennen. Bei den Octopoden liegt der Tintenbeutel in den oberen Theil der Leber eingebettet, im Inneren der musculösen Leberkapsel. In dieser Lage (zwischen Leber und Rectum) finden wir ihn auch noch bei Sepiola. Dann aber sehen wir bei den übrigen Decapoden den Tintenbeutel immer mehr im Eingeweidesack in die Höhe steigen und dabei seinen Ausführungsgang immer mehr verlängern. Schliesslich treffen wir ihn bei Sepia (und den fossilen Dibranchiaten) am obersten Ende des Eingeweidesackes, hinter

der Geschlechtsdrüse. Der Ausführungsgang begleitet den Enddarm auf seiner rechten Seite, biegt kurz vor der Einmündung in den Analabschnitt des Rectums um, um von vorn in diesen Abschnitt einzumünden. Aber auch bei Sepia legt sich der Tintenbeutel ontogenetisch als eine vordere Ausstülpung des Rectums an.

Wie übrigens aus neueren Untersuchungen hervorgeht, ist die ganze Anlage des Enddarmes incl. Tintenbeutel eine gemeinsame mit der des Mitteldarmes; nur der After entsteht als minimale Ectodermeinstülpung. (Näheres siehe bei Abschnitt Ontogenie.)

Bau des Tintenbeutels von Sepia (Fig. 291 A). Der Tintenbeutel besteht aus 3 Theilen: 1) der Farbstoffdrüse, welche den Farbstoff secernirt, 2) dem Farbstoffreservoir mitsammt Ausführungsgang, welcher 3) nahe der Einmündung eine Ampulle mit drüsiger Wand bildet. Die Farbstoffdrüse liegt als ein Sack im Grunde des Tintenbeutels an seiner vorderen (der Genitaldrüse zugekehrten) Wand. Sie ragt nach innen in den übrigen Hohlraum des Tintenbeutels vor, der als Reservoir und Leitungsweg des Farbstoffes dient, welcher, in der Farbstoffdrüse bereitet, durch eine Oeffnung in der Wand dieser Drüse in das Reservoir übertritt. Der Binnenraum der Drüse wird von zahlreichen, durchbrochenen, bindegewebigen und reich vascularisirten Lamellen durchsetzt, die selbst wieder miteinander zusammenhängen, so dass daraus ein fast schwammiges Gefüge resultirt. Immer neue Lamellen werden in einem nach unten zurückgebogenen, verengten

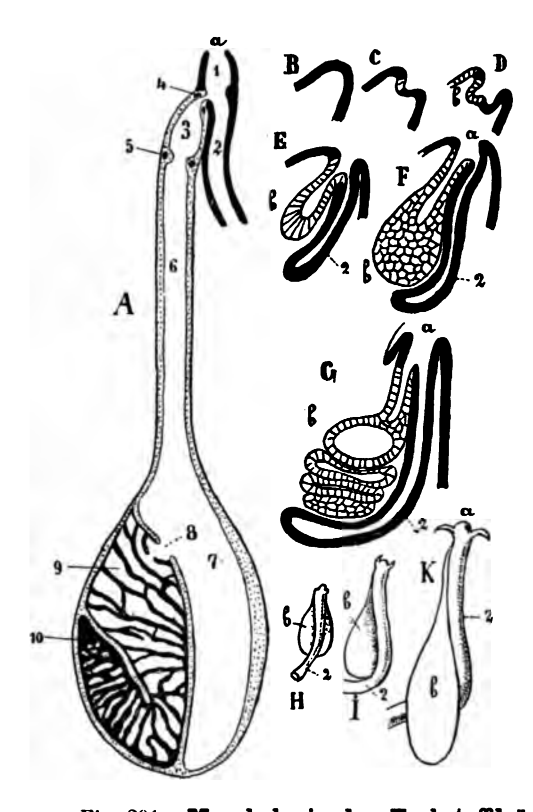



Fig. 291. **Morphologie der Farbstoffdrüse (Tintenbeutel) der Cephalopoden,** nach der Darstellung von P. Girod, 1882. *A* Medianer Längsschnitt durch den Tintenbeutel des erwachsenen Thieres. *a* After, *1* gemeinsamer Endabschnitt für das Rectum *2* und den Ausführungsgang des Tintenbeutels, *3* Ampulle, *4* und *5* Sphinctermuskeln der Ampulle, *6* Ausführungsgang des Tintenbeutels, *7* Farbstoffreservoir, *8* Mündung der Farbstoffdrüse in das Reservoir, *9* von Lamellen durchsetzter Theil der Farbstoffdrüse, *10* Bildungszone der Lamellen. *B—G* Verschiedene Stadien der Entwickelung der Farbstoffdrüse. *B* Analpapille. *C* Einstülpung an der Analpapille. *D* Am Boden der Einstülpung treten zwei neue Einstülpungen auf, welche immer tiefer werden und von denen die eine die Farbstoffdrüse *b*, die andere das Rectum *2* bildet. Bei *F* kann man an der Farbstoffdrüse schon die Bildungszone, bei *G* schon das erste Auftreten der Lamellen und des Ausführungsganges beobachten. *H*, *I*, *K* Veränderung der gegenseitigen Lage von Rectum und Farbstoffdrüse während der Entwickelung, von der Hinterseite (Mantelseite). *H* Das Rectum liegt hinter dem Tintenbeutel. Dieser verschiebt sich bei *I* so, dass er bei *K* hinter das Rectum (auf die Mantelseite) zu liegen kommt.

Abschnitt, in der Bildungszone der Drüse, abgekammert, während die ältesten, der Oeffnung der Drüse zunächst liegenden sich ablösen und degeneriren. Alle Lamellen sind von einem Drüsenepithel ausgekleidet, und die Epithelzellen zeigen von der Bildungszone bis zu den ältesten Lamellen alle Stadien der Pigmentbildung. In der Bildungszone sind die jungen Drüsenzellen zuerst ungefärbt. In den successiv darauf folgenden Lamellen aber treten in ihnen immer mehr Pigmentkörnchen auf, die dann an den alten Lamellen in den Binnenraum der Drüse entleert werden, wobei die Zellen selbst sich loslösen und zu Grunde gehen.

Sowohl die Drüse, als das Farbstoffreservoir sind von einer bindegewebigen, vascularisirten Haut umhüllt, welche in der Drüse auch das bindegewebige Gerüst der Lamellen oder Trabekeln bildet.

Der gesammte Tintenbeutel aber ist selbst wieder von einer derben Haut umschlossen, die aus 3 Schichten besteht: 1) einer inneren, silberglänzenden Flitterschicht (Argentea), ähnlich der entsprechenden Schicht in der äusseren Haut, 2) einer mittleren Muskelschicht (innere Längs- und äussere Ringmuskeln), 3) einer äusseren Bindegewebsschicht.

Was die Endampulle anbetrifft, so besitzt sie an den beiden verengten Enden nach innen vorspringende, als Klappen fungirende Falten und kann an diesen Stellen durch Muskelsphincter verschlossen werden. Auch die Ampulle selbst bildet an ihrer inneren Oberfläche Längsfalten, zwischen denen Drüsenschläuche münden.

Der After der Cephalopoden trägt fast immer (Ausnahmen: Nautilus, Spirula) 2 seitliche, vorragende, oft lanzettförmige Anhänge.

---

Der kurze und verengte Enddarm der Solenogastres öffnet sich in den dorsalen Theil eines am Hinterende des Körpers gelegenen Hohlraumes, in die Kloake, die selbst wieder mit der Aussenwelt durch eine ventrale, sehr erweiterungsfähige Längsspalte communicirt, und in welche auch die morphologisch als Nephridien zu betrachtenden Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane münden.

Nachdem der Enddarm der Lamellibranchier das Herz durchsetzt hat, verläuft er direct über den hinteren Schalenmuskel nach hinten, um sich mit dem After in den hinteren und oberen Theil der Mantelhöhle (Analkammer) zu öffnen.

Ueber die Lage des Afters vergl. den Abschnitt V „Uebersicht über die Anordnung der Organe der Mantelhöhle“.

## XVII. Circulationssystem.

### A. Allgemeines.

Alle Mollusken besitzen ein Circulationssystem, das bei einigen Abtheilungen, besonders den Cephalopoden und einigen Prosobranchiern, durch Ausbildung eines geschlossenen, arteriellen und venösen Gefässsystems einen hohen Grad der Complication erreichen kann. Nirgends fehlt als centrales, propulsatorisches Organ das Herz. Dieses liegt, von einem Abschnitt der secundären Leibeshöhle, dem Pericard oder Herzbeutel, umschlossen, in ursprünglicher Lage median über dem Enddarm. Bei den Lamellibranchiern und rhipidoglossen Diotocardiern wird es von dem Enddarm durchbohrt. Bei den übrigen Gastropoden liegt es neben dem Enddarm. Es ist immer ein arterielles Herz, d. h.

in die Blutbahn eingeschaltet, welche das Blut von den Athmungsorganen in den Körper zurückleitet.

Wo bei symmetrischen Mollusken der Rücken sich zu einem hohen Eingeweidesack auszieht, in welchen der Darm hinauf- und aus welchem er zum After heruntersteigt, kommt das Herz (Dentalium, Cephalopoden) hinter den Enddarm zu liegen. Bei den asymmetrischen Gastropoden hängt die Lage des Herzens von der des Pallialcomplexes ab. Ist der After und Enddarm mit dem Pallialcomplex an die Vorderseite des Eingeweidesackes verlagert, so liegt das Herz vorn am Eingeweidesack (Prosobranchier, Pulmonaten, einige wenige Tectibranchier).

Aus dem Herzen entspringen im Allgemeinen 2 grosse Arterien (Aorten), von denen die eine den Kopftheil, die andere den Eingeweidesack und die in ihm enthaltenen Eingeweide mit Blut versorgt. Nicht selten wurzeln beide mit einem gemeinsamen Stamm im Herzen. Die Arterien ergiessen das Blut bei nicht geschlossenem Kreislauf früher oder später in die primäre Leibeshöhle, d. h. in das Lacunensystem des Körpers. Das venöse Blut strömt bald in eigenwandigen Gefässen, bald in wandungslosen Blutkanälen in die Kiemen, wird hier arteriell und fliesst dann durch Vermittelung der Vorkammern (Atria) des Herzens in dieses zurück.

Typisch sind die Vorkammern des Herzens in einem Paare vorhanden, eine Vorkammer rechts und eine Vorkammer links von der Herzkammer. Dies gilt für alle Mollusken, die mit 2 symmetrischen Kiemen ausgestattet sind. Das arterielle Blut strömt dann aus der linken Kieme in die linke Vorkammer und von da in die Kammer, aus der rechten Kieme in die rechte Vorkammer und von da in die Kammer (Diotocardia zygobranchia, Lamellibranchia, Cephalopoda dibranchia). Auch da, wo die Kiemen in grösserer Zahl jederseits in der Kiemenfurche eine Längsreihe bilden (Chitoniden), liegt das Herz hinten über dem Enddarm und ist mit einer einzigen rechten und einer einzigen linken Vorkammer versehen. Diese Thatsache scheint mir eben so sehr dafür zu sprechen, dass den Mollusken ursprünglich nur 2 Ctenidien und nur 2 Vorhöfe zukamen, wie die Verhältnisse bei Nautilus (Cephalopoda tetrabranchia) dagegen sprechen. Nautilus mit seinen 2 Paar Kiemen hat nämlich auch 2 Paar Vorhöfe des Herzens.

Bei der grossen Mehrzahl der Gastropoden ist mit der einen der beiden ursprünglich vorhandenen Kiemen auch der ihr zugehörige Vorhof des Herzens verschwunden. Gewöhnlich erhält sich mit der ursprünglich rechten Kieme der ursprünglich rechte Vorhof des Herzens, nämlich bei den Gastropoden mit rechtsgewundener Schale. Bei ächt linksgewundenen Gastropoden sind die Verhältnisse umgekehrt.

Es giebt indessen eine ganze Abtheilung von Prosobranchiern, die der Diotocardia rhipidoglossa, bei denen sich noch beide Vorhöfe erhalten haben. Dabei erweist es sich, dass die Vorhöfe des Herzens conservativer sind als die Kiemen, indem sich bei einigen Gruppen die beiden Vorhöfe noch erhalten haben, während die eine Kieme schon geschwunden ist. (Das Nähere weiter unten.)

Wo bei denjenigen Gastropoden, welche nur eine Vorkammer des Herzens besitzen, der Pallialcomplex an die Vorderseite des Eingeweidesackes verschoben ist, liegen die Athmungsorgane vor dem Herzen und die einzige Vorkammer vor der Herzkammer (Prosobranchia mono-

tocardia, die meisten Pulmonata, einige wenige Opisthobranchia). Bei denjenigen Gastropoden aber, bei welchen sich der Pallialcomplex auf der einen (gewöhnlich der rechten) Körperseite befindet, liegt die Kieme hinter dem Herzen und der Vorhof hinter der Kammer. Zu diesen gehören fast alle Opisthobranchiaten. Auch bei einigen Pulmonaten, wie Testacella, Oncidium etc., liegt in Folge besonderer Organisationsverhältnisse der Vorhof des Herzens hinter der Kammer.

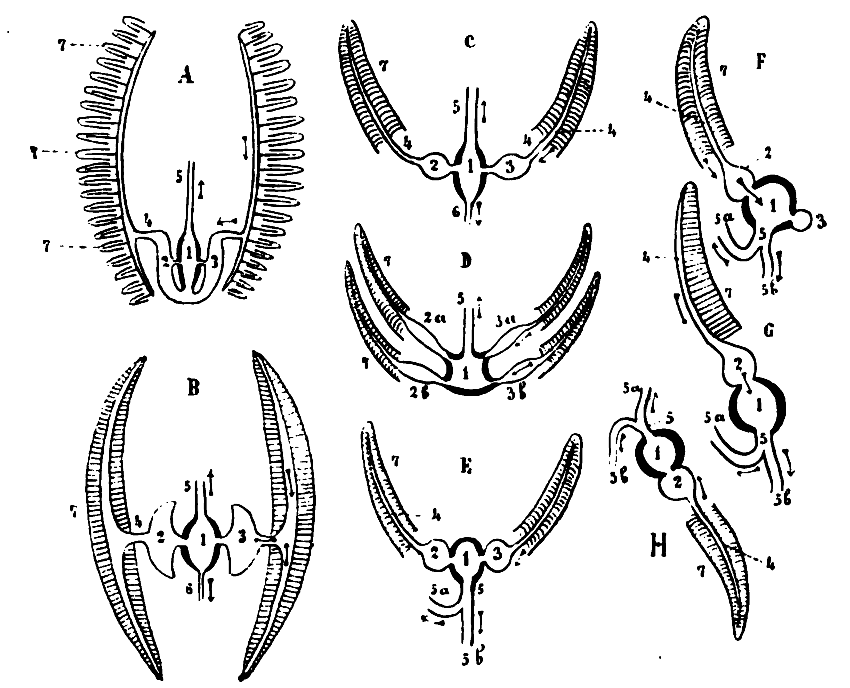



Fig. 292. *A—H* **Schemata zur Demonstration der Beziehungen zwischen Ctenidien, Herz und Aorta.** *A* **Chiton.** (Die Verbindungen zwischen Vorkammern und Herzkammer nicht zutreffend eingezeichnet, vergl. Fig. 293.) *B* **Lamellibranchier.** *C* **Dibranchiate Cephalopoden.** *D* **Tetrabranchiate Cephalopoden.** *E* **Prosobranchia diotocardia zygobranchia.** *F* **Prosobranchia diotocardia azygobranchia.** *G* **Prosobranchia monotocardia.** *H* **Opisthobranchia tectibranchia.** *1* Herzkammer, *2*, *3*, *2a*, *2b*, *3a*, *3b* Vorkammern, *4* Vena branchialis = abführendes Kiemengefäss, *5* Aorta, *5a* Aorta cephalica, *5b* Aorta visceralis, *6* Aorta posterior vel superior, *7* Ctenidien.

Das Blut oder besser die Hämolymphe ist eine Flüssigkeit, welche reich an gelösten Eiweissstoffen ist, die zur Ernährung und Athmung dienen. Häufig zeigt sie eine bläuliche Farbe, in Folge der Anwesenheit von Hämocyanin, eines Eiweissstoffes, der Kupfer enthält. In der Hämolymphe flottiren amöboide Zellen, die Lymphzellen oder Amöbocyten. Selten findet sich Hämoglobin gelöst in der Hämolymphe oder gebunden an besondere Blutkörperchen. Die Lymphzellen lösen sich entweder aus der Wand localisirter Blutdrüsen los, die eine verschiedene Lage haben können, oder ihre Loslösung erfolgt in diffuser Weise in grösseren Gefässbezirken. Ihrem Ursprung nach scheinen sie Bindegewebszellen darzustellen. Solche localisirte Blutdrüsen finden sich z. B. bei Cephalopoden (unter anderen

der sog. „weisse Körper“), dann bei vielen Opisthobranchiern, hier gewöhnlich am Anfangstheil der Aorta gelegen.

Die Wandung des Herzens und der eigenwandigen Gefässe besteht aus meist dicht verfilzten, glatten Muskelfasern und (am Herzen) einem äusseren Endothel, welches dem Pericard angehört. Ein inneres Endothel fehlt, so dass die Muskelfasern direct vom Blute bespült werden.

Die Angabe, dass ein inneres Endothel im Gefässsystem der Mollusken durchweg fehlt, bedarf einer genaueren Präcisirung. Schon lange ist festgestellt, dass auffallender Weise bei den Mollusken dem Herzen und den grösseren eigenwandigen Gefässen eine innere epitheliale Auskleidung abgeht, dass dagegen, so wenigstens sicher bei den Pulmonaten, an den kleineren Arterien eine Art von innerem Endothel vorkommt. Neueste Untersuchungen klären dieses eigenthümliche Verhalten folgendermaassen auf: Wie gesagt, wird die Innenwand des Herzens und der grösseren Gefässstämme durch verfilzte, verschiedenartig angeordnete Muskelfasern dargestellt; je kleiner nun die arteriellen Stämme werden, um so mehr verkürzen sich diese Muskelfasern, um so mehr verbinden sie sich ähnlich wie Pflasterzellen und nehmen epithelartigen Charakter an; in den feinsten Zweigen zeigen sie deshalb ganz den Charakter eines epithelialen Gewebes, eines Endothels. Dieses Gewebe ist also kein ächtes Epithel oder Endothel, sondern besteht aus umgewandelten Muskelzellen.

Die Wand der Herzkammer ist immer stärker musculös als die der Vorkammern. An der Einmündungsstelle der Vorhöfe in die Kammer finden sich immer in das Lumen vorspringende Klappen, welche bei der Contraction der Kammer ein Zurückströmen des Blutes in die Vorhöfe verhindern. Ausser diesen Atrioventricularklappen kommen gelegentlich auch Klappen zwischen Kammer und Aorta vor. Klappenvorrichtungen können auch in peripheren Blutbahnen auftreten, da, wo solche Blutbahnen zu contractilen Erweiterungen anschwellen. Beispiel: die Klappe zwischen den Kiemenherzen und den zuführenden Kiemengefässen der Cephalopoden.

Bei verschiedenen Gastropoden und bei Chiton wurde in der Wand des Herzens ein Netz von Ganglienzellen und Nervenfasern nachgewiesen, welches von 2 Nerven verschiedenen Ursprungs innervirt wird. Der zum Kammerplexus gehende Nerv stammt bei Prosobranchiern aus dem linken Parietalganglion, der zum Vorhof gehende aus dem linken Parietovisceralconnectiv. Wo 2 Vorhöfe vorhanden sind, werden sie von den Kiemenganglien aus innervirt.

## B. Specielles.

### 1. Amphineura.

a) Chitonidae (Polyplacophora, Fig. 293 und 272). Das Herz, symmetrisch, mit medianer Herzkammer und zwei seitlichen Vorhöfen, liegt im hinteren Theile des Körpers, im Pericard. Die Herzkammer und die beiden Vorkammern sind längliche Schläuche, letztere breiter als erstere. Ihre gegenseitigen Beziehungen variiren bei den einzelnen Formen: das gewöhnliche Verhalten ist folgendes: Herzkammer und Vorkammern communiciren jederseits durch zwei Oeffnungen, die

Atrioventricularöffnungen, von denen die eine am vorderen Ende, die andere ungefähr in der Mitte der Herzkammer liegt. Das Hinterende der Herzkammer ist blind geschlossen, die Vorkammern dagegen gehen hinten in offener Verbindung ineinander über. Das von den Kiemen und vom Mantel kommende Blut strömt in die Vorkammern durch eine

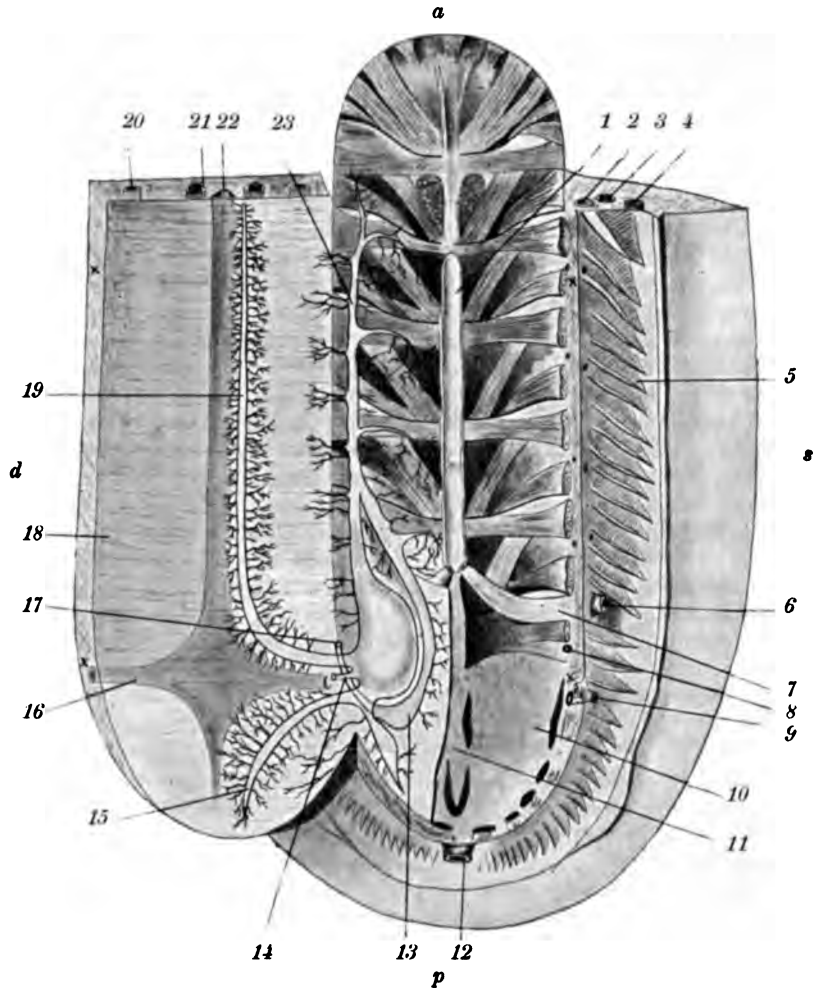



Fig. 293. **Präparat eines Chitoniden (Acanthopleura echinata) zur Demonstration des Nephridialsystems und des Herzens,** von unten, nach PLATE, Anat. Chit. 1897. Der Fuss ist längs der linken Seitenwand durchschnitten und nach rechts hinüber geschlagen worden. Die entsprechenden Stellen der Schnittränder sind mit X bezeichnet. Die Aorta und ihre Verzweigungen, in der Originalfigur eingezeichnet, sind hier weggelassen worden. *a* Vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links, *1* Gonade, *2* zuführendes Kiemengefäss, *3* Canalis neurolateralis, *4* abführendes Kiemengefäss, *5* Kiemen, *6* Geschlechtsöffnung, *7* Oviduct, *8* Renopericardialöffnung der linken Seite im Herzbeutel, *9* äussere Nierenöffnung, *10* Atrium, *11* Ventrikel, *12* Anus, *13* Renopericardialgang, *14* Ureter, *15* hinterer Fussnierenschlauch, *16* Sinus transversus der Fusssohle, *17* Renopericardialöffnung der rechten Seite, *18* Fuss, *19* vorderer Fussnierenschlauch, *20* Sinus lateralis der Fusssohle, *21* Canalis neuropedalis, *22* Sinus medianus der Fusssohle, *23* vorderer Abschnitt der Niere.

Reihe von Oeffnungen ein, von denen ein Theil (bei Acanthopleura echinata 5) constant in Zahl und Lage, ein anderer je nach den Individuen schwankend, auftritt. Von diesem häufigsten Verhalten weichen nun einerseits Formen ab, welche nur ein Paar Atrioventricularöffnungen oder Ostien besitzen, bei denen zugleich auch Pericard und Herz auf einen kleineren Raum beschränkt sind; andererseits finden sich aber auch Formen, bei denen sich die Ostienzahl vermehrt bis auf 4 Paare. In allen diesen Fällen kann es vorkommen, dass die Lage dieser Oeffnungen eine asymmetrische ist, oder dass die Zahl rechts und links nicht übereinstimmt. Da nun, wie es scheint, die Formen mit nur einem Ostienpaar nach ihrer ganzen Organisation ursprünglicher sind, ist die Annahme nicht unberechtigt, dass sich von einem solchen Verhalten ausgehend die Zahl der Atrioventricularöffnungen vermehrt und Herz und Pericard im ganzen sich nach vorn ausgedehnt haben, vermuthlich Hand in Hand mit einer Vermehrung der Kiemen nach vorn hin.

Die Herzkammer, die durch ein Endothelband an der dorsalen Wand des Pericards befestigt ist, setzt sich nach vorn in die Aorta fort, die in ihrem Verlaufe eine Reihe von Gefässen an die Geschlechtsorgane, ferner die nach ihren Beziehungen zu den Schalenstücken als Arteriae intersegmentales bezeichneten Blutgefässe und endlich weitere dorsal verlaufende Arterien abgiebt. Unter dem Vorderrande des zweiten Schalenstückes öffnet sich die Aorta in einen geräumigen Kopfsinus, dessen Lumen gegen die übrigen Körperhöhlen durch ein besonderes Zwerchfell abgeschlossen wird. Hier umspült das Blut den Vorderdarm und den Schlundring des Nervensystems.

Von diesem Kopfsinus geht auch unter Durchbohrung des Zwerchfelles, oder besser ausgedrückt, indem sich das Zwerchfell zu einem Rohre ausstülpt, nach hinten eine Arteria visceralis ab, ein von dem gewöhnlichen stark abweichendes Verhalten, da sich sonst die Eingeweidearterie stets vom Herzen oder von der Aorta abzweigt. Die Arteria visceralis versorgt vor allem die Leber, den Magen und die Darmschlingen.

Das übrige Circulationssystem ist lacunär und grösstentheils ohne Eigenwandung, indem das Blut zwischen den verschiedenen Organen in den Räumen der primären Leibeshöhle durchfliesst. Die Hauptmenge des venösen Blutes sammelt sich in 3 Längscanälen des Fusses (Sinus medianus und Sinus laterales); von hier wird es in das zuführende Kiemengefäss geleitet, das jederseits unter dem Pleurovisceralstrang verläuft. Das in den Kiemen arteriell gewordene Blut sammelt sich in einem über dem Pleurovisceralstrang und aussen von den Kiemen liegenden abführenden Kiemengefäss, in dem es den Vorhöfen des Herzens zugeleitet wird. Ein Theil des Blutes, das in den Mantel gelangt war, geht direct, unter Umgehung der Kiemen, in das abführende Kiemengefäss oder in die Vorkammern.

Besondere Erwähnung verdient das Verhalten des Blutgefässsystems bei Nuttalochiton hyadesi, der auch sonst mancherlei Merkmale primitiver Organisation aufweist. Hier fehlt ein eigenwandiger Theil des arteriellen Blutgefässsystems, das Herz ausgenommen, vollständig. Das Blut gelangt aus dem Herzen direct in die Leibeshöhle; ein Zwerchfell und eine Arteria visceralis fehlen. Letztere geht übrigens auch einer Reihe anderer Chitonen ab.

b) Aplacophora (Fig. 294 und 140). Das Circulationssystem ist hier im Vergleich zu den Chitonen weit weniger gut entwickelt: am

besten noch in den Fällen, wo Kiemen auftreten (Chaetoderma, Neomenia). Ein Herz findet sich wohl in allen Fällen, doch ist es oft sehr rudimentär. Es bildet eine Einstülpung der Dorsalwand des Pericards, die in letzteres hineinragt und die sich oben ganz abschliessen oder auch z. Th. offen bleiben und so mit dem umgebenden Lacunensystem communiciren kann. Die Höhlung des Herzens wird häufig von Muskelfasern, die übrigens wie bei allen Mollusken die einzige innere Auskleidung bilden, durchzogen (bei Chaetoderma gehen starke Kiemenretractoren durch den Herzraum). Hinten mündet in das Herz ein von den Kiemen kommendes Gefäss (bei Chaetoderma 2), dessen dem Herzen nächstgelegener Abschnitt auch als Vorhof bezeichnet wird. Vorn geht die Herzkammer in ein Rückengefäss über, das bis in die Gegend des Gehirnganglions verläuft und dann das Blut an die verschiedenen Lacunen abgiebt. Auch dieses dorsale Gefäss besitzt meist keine Eigenwandung (dorsaler Sinus); der übrige Theil des Circulationssystems ist

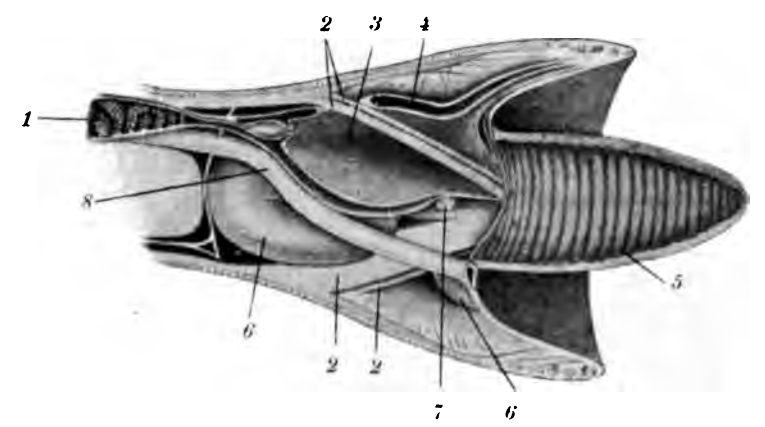



Fig. 294. **Rechte Hälfte des Hinterendes von Chaetoderma nitidulum**, nach Wirén, 1892. *1* Gonade, *2* Kiemenretractoren, *3* Herz, *4* Pericard, *5* Kieme, *6* Kloakengang (Nephridium), *7* hintere Verbindung der Längsnervenstränge, *8* Darm.

vollständig lacunär. Dennoch zeigt sich im Ganzen eine gewisse Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei Chitonen: Das Rückengefäss, resp. der dorsale Sinus entspricht der Aorta der Placophoren, die auch in der Gegend des Schlundringes in einen Sinus übergeht. Das Pericard hat hier wie dort dieselbe Lage im hintersten Körperabschnitt; die Herzkammer, bei den Chitonen durch ein Endothelband am Pericard befestigt, ist bei den Aplacophoren noch als Einstülpung der Dorsalwand vorhanden, die sich oft nicht vollständig abschliesst. Entsprechend der Ausdehnung der Kiemen zu beiden Seiten des Körpers treten bei Chiton die abführenden Kiemengefässe von der Seite zu den beiden ebenfalls rechts und links von der Herzkammer gelegenen Vorkammern. Bei den Solenogastren liegen die Kiemen, wenn sie überhaupt auftreten, am Hinterende des Körpers und sind nach hinten gerichtet; so ziehen denn hier die abführenden Kiemengefässe von hinten her dem Herzen zu und münden bei Chaetoderma mit 2, bei den Neomeniiden mit einem Stamme in dasselbe. Ihren dem Herzen zunächst gelegenen Theil kann man als Vorhof auffassen.

Athmung findet ausser in den Kiemen wohl auch im Darm, in der Bauchfurche etc. statt.

## 2. Gastropoda.

Verhältniss von Herzkammer und Vorkammern. Die niedersten Gastropoden, nämlich die Diotocardier (excl. Docoglossa) unter den Prosobranchiern, haben ein Herz mit 2 Vorhöfen. Dies gilt nicht nur für die Zygobranchier (Fissurella, Haliotis etc.), welche 2 Kiemen besitzen, sondern auch für die Azygobranchier (Turbiniden, Trochiden, Neritiden [?], aber nicht für die Heliciniden), bei denen nur die linke (ursprünglich rechte) Kieme sich erhalten hat. In den rechten, kleineren und rudimentären Vorhof mündet dann keine Kiemenvene mehr, denn diese ist mit der rechten Kieme verschwunden. Bei den Zygobranchiern liegt die längliche Herzkammer in der Längsrichtung des Enddarmes, welcher sie der Länge nach durchbohrt. Bei den Azygobranchiern nimmt der Herzschlauch mit Bezug auf den ihn durchbohrenden Enddarm eine quere Lage ein, die linke Vorkammer liegt vor, die rechte hinter der Kammer. In die vordere (linke) Vorkammer tritt von vorn her die linke Kiemenvene (das abführende Kiemengefäss) ein. Denken wir uns nun die hintere (rechte) Vorkammer vollständig geschwunden, wie dies bei allen übrigen Gastropoden der Fall ist, so besteht dann das Herz aus einer Kammer und einer vor dieser liegenden Vorkammer, die von der wieder vor ihr liegenden Kieme oder Lunge die Kiemen- resp. die Lungenvene bezieht. Die gegenseitige Lage von Kammer, Vorkammer, Kiemen- resp. Lungenvene und Athmungsorgan ist charakteristisch für die Azygobranchier, Monotocardier und die meisten Pulmonaten.

Während bei den Rhipidoglossa zygobranchia Herzkammer und Vorhöfe eine annähernd mediane, bilateral-symmetrische Lage im Körper besitzen, hat sich das Herz bei den Docoglossen ganz auf die linke Seite verschoben (Fig. 295 und 296). Stets ist nur eine Vorkammer vorhanden, welche vor der Herzkammer liegt. Bei den Cyclobranchia (Patelliden) soll die Herzkammer in 2 Abtheilungen getheilt sein, eine Angabe, deren Richtigkeit neuerdings bestritten wird.

Unter den Monotocardiern besitzt, soweit bis jetzt bekannt, nur Cypraea einen (rudimentären) rechten Vorhof, der, mit Ausnahme der Oeffnung in die Herzkammer, allseitig geschlossen ist. Neueste Untersuchungen beweisen aber, dass zum mindesten bei einer Reihe von Cypraeaarten thatsächlich nur ein Vorhof vorkommt.

Unter den Pulmonaten giebt es Formen, bei welchen die Vorkammer hinter der Herzkammer liegt. Diese Lage ist als eine secundär erworbene zu betrachten, hervorgerufen durch die Rückverlagerung des Afters und der Mantelhöhle an das Hinterende des Körpers (Testacella, Oncidium). Bei Daudebardia liegt die Vorkammer noch vor der Herzkammer, trotzdem ist diese Gattung schon (wie übrigens mehrere nackte Lungenschnecken) opisthopneumon, d. h. das respiratorische Gefässnetz der Mantelhöhle liegt zum grossen Theil hinter dem Herzen. Bei Testacella liegt auch der Vorhof hinter dem Herzen (vergl. p. 116).

Bei den Opisthobranchiern liegt die Vorkammer hinter der Kammer; dies hängt im Allgemeinen damit zusammen, dass die Kieme im hinteren Körpertheil liegt, oder dass doch da, wo kein ächtes Ctenidium vorhanden ist, wo vielmehr die Athmung durch die Analkiemen oder durch Rückenanhänge oder durch die Haut geschieht, die Kiemenvene von hinten zum Herzen tritt.

Von Wichtigkeit zu constatiren ist die Thatsache, dass bei jener Form unter den Tectibranchiern, die sich mit Bezug auf das Nervensystem ganz wie ein Prosobranchier verhält, nämlich bei Actaeon, auch die Lagerungsbeziehungen von Herz und Kiemen vollständig prosobranche sind. Die Vorkammer liegt vor der Herzkammer und vor jener die Kieme, von der ausgehend das abführende Kiemengefäss in die Vorkammer mündet (Fig. 73). Wenn nun die Kieme längs der rechten Körperseite von vorn nach hinten zurückwandert (Vorgang der Detorsion), bekommt das Herz zunächst eine mehr transversale Lage (Fig. 118), so dass jetzt die Vorkammer rechts von der Herzkammer liegt, so bei Scaphander, Acera, Gastropteron, Bulla etc.; bei den meisten Opisthobranchiern endlich erreicht das Ctenidium, sofern es nicht verschwindet, eine mehr oder weniger rückständige Lage hinten am Körper, und dadurch kommt nun die Vorkammer hinter die Herzkammer zu liegen. Ein ähnliches Verhalten wie Actaeon, d. h. Lagerung der Vorkammer vor der Herzkammer, zeigen auch einige Pteropoda thecosomata (Limacina, Clio virgula und Clio acicula).

Von besonderer Bedeutung ist — mit Rücksicht auf das nämliche Verhalten der Lamellibranchier — die Thatsache, dass bei fast allen Diotocardia rhipidoglossa (Ausnahme Helicinidae) die Herzkammer vom Enddarme durchbohrt wird, während bei allen anderen Gastropoden der Enddarm am Herzen vorbeiläuft.

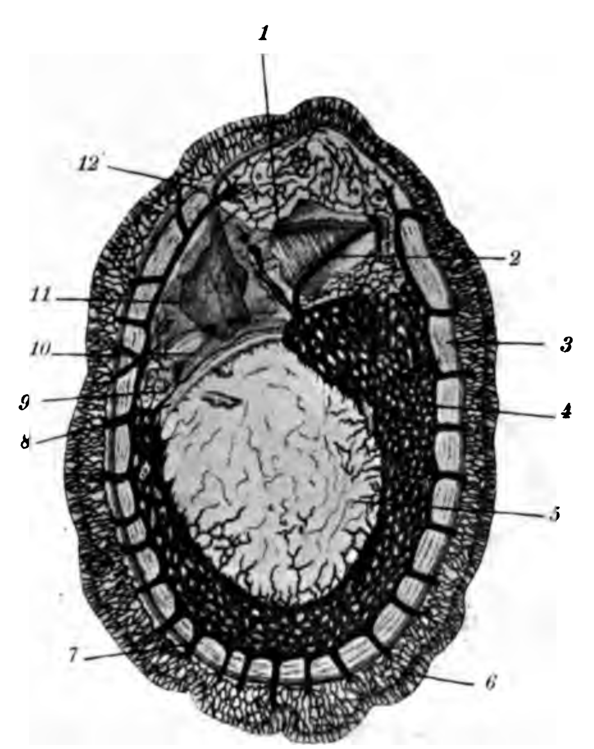



Fig. 295. **Blutgefässsystem eines docoglossen Diotocardiers aus der Gruppe der Acmaeiden,** von oben, nach Haller, 1894. Die Gefässe, welche venöses Blut führen, sind dunkel gehalten. *1* Abführendes, *2* zuführendes Kiemengefäss, *3* Schalenmuskel, *4* periintestinales Venennetz, *5* Verdauungsdrüse, *6* Venennetz im Mantelrande, *7* Quervenen, welche das periintestinale und das Mantelrandnetz verbinden, *8* Darm, *9* Ovarium, *10* Herzkammer, *11* Vorhof, *12* Mantelrandvene.

Circulation. a) Prosobranchier. Aus der Herzkammer entspringt ein grosses Gefäss, die Aorta. Diese theilt sich bald in 2 Aeste: 1) die vordere oder Kopfaorta (A. cephalica) und 2) die hintere Aorta (A. visceralis, Fig. 296 und 297). Am gemeinsamen Aortenstamme findet sich gelegentlich, bald noch im Pericard, bald ausserhalb

desselben, eine Anschwellung: Bulbus arteriosus. Die vordere Aorta versorgt den vorderen Körpertheil (Kopf, Pharynx, Rüssel, Oesophagus, Magen, Begattungsorgane) und den Mantel mit Blut und giebt u. a. eine wichtige, in den Fuss eindringende Arteria pedalis ab, die sich bald in einzelne, den Fuss der Länge nach durchziehende Arterien auflöst. Bald ist die Kopfaorta reich verästelt, so dass sie sich in zahlreiche feine Gefässe auflöst, die sich in und an den erwähnten Organen ausbreiten, bald öffnen sich die Arterien, ohne sich reich zu verästeln, in arterielle Sinusse. Unter diesen verdient besonders der grosse Kopfsinus, in welchen sich z. B. bei Haliotis die vordere Aorta öffnet, erwähnt zu werden. — Die Aorta visceralis versorgt die im Eingeweidesack liegenden Organe, vornehmlich die Verdauungsdrüse, die Geschlechtsdrüsen und den Mitteldarm. Wo sich die Kopfaorta über den durch die centralen Ganglien und ihre Commissuren gebildeten Schlundring hinaus nach vorn fortsetzt, tritt sie durch diesen Schlundring hindurch.

Das venöse Blut sammelt sich im Lückensystem aller Körpertheile und strömt in einem grossen venösen Sinus, nämlich in jenem Körperraum zusammen, in welchem Magen, Speicheldrüsen, Darm, Verdauungsdrüse und Geschlechtsorgane liegen. Dieser Raum oder diese primäre Leibeshöhle ist geräumiger in der Umgebung des Magens, sehr eingeengt aber im eigentlichen Eingeweidesack, wo die Lappen der Verdauungsdrüse, die Wandungen des Darmes und die Geschlechtsdrüsen mit ihren accessorischen Theilen so dicht gedrängt liegen, dass sie nur enge Spalten zwischen sich lassen.

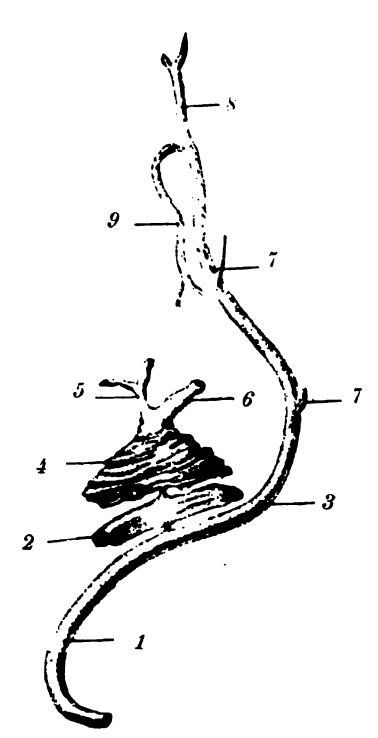



Fig. 296. **Herz und Hauptgefässe von Lottia viridula (Docoglossa)**, nach HALLER, 1894. *1* Aorta posterior, *2* Herzkammer, *3* Aorta anterior, *4* Vorhof, *5* Mantelrandvene, *6* abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), *7* Darmgefässe, *8* Arteria cephalica, *9* Arteria pedalis.

Aus dem grossen venösen Sinus gelangt das Blut im Allgemeinen auf 3 Wegen in das Herz zurück.

1) Ein grosser Theil des venösen Blutes strömt durch Lacunen oder durch Gefässe in das paarige oder unpaare zuführende Kiemengefäss (Kiemenarterie). Bei der Athmung in der Kieme wird das Blut arteriell und sammelt sich (vergl. den Abschnitt über die Athmungsorgane) in dem abführenden Kiemengefäss (Kiemenvene), welches das Blut in den Vorhof des Herzens führt. Wo 2 Kiemen vorhanden sind, kommen natürlich auch 2 zuführende und 2 abführende Kiemengefässe vor, welche letztere das arterielle Blut in 2 Vorhöfe des Herzens ergiessen.

2) Ein anderer Theil des venösen Blutes durchströmt die Niere, sammelt sich aus der Niere wieder in Lacunen oder Gefässen, die zur Kieme führen, und gelangt schliesslich wieder durch die abführenden Kiemengefässe in das Herz. Seltener gelangt das Blut, welches die Niere durchströmt hat, mehr oder weniger direct, also unter Umgehung der Kieme als venöses Blut in den Vorhof, wo es sich mit dem von der Kieme kommenden arteriellen Blute vermischt.

3) Ein gewisser Theil des venösen Blutes ergiesst sich direct, unter Umgehung der Niere sowohl als der Kieme, in das zum Vorhof des Herzens führende Kiemengefäss.

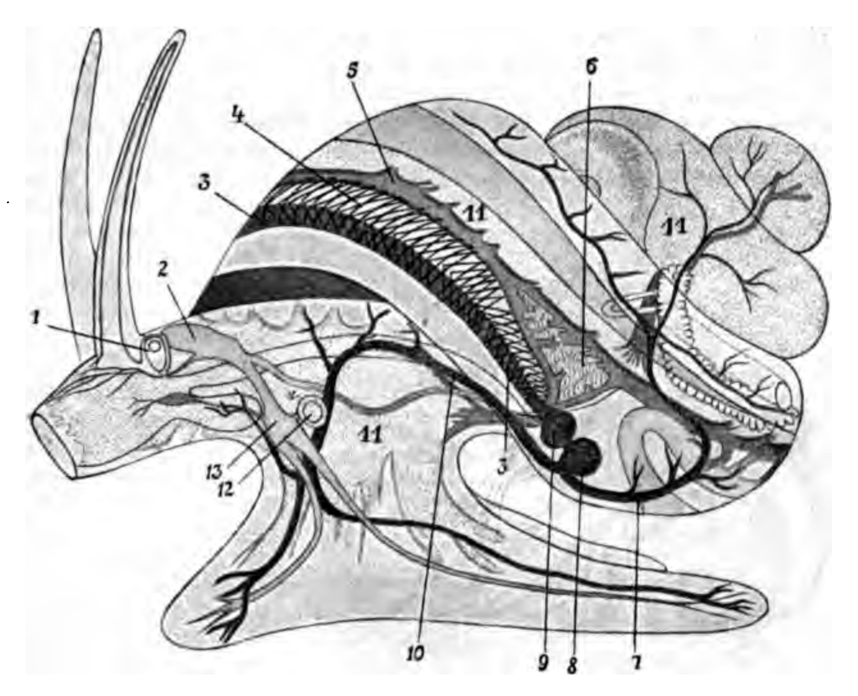



Fig. 297. **Gefässsystem von Paludina vivipara,** nach LEYDIG, 1850. Das Thier ist von der linken Seite gesehen. *1* Auge, *2* Cerebralganglion, *3* abführendes Kiemengefäss (Kiemenvene), *4* Kieme (Ctenidium), *5* zuführendes Kiemengefäss, *6* Niere, *7* Aorta visceralis, *8* Herzkammer, *9* Vorhof, *10* Aorta cephalica, *11* venöse Sinusse des Körpers, *12* Gehörbläschen, *13* Pedalganglion.

So ist also im Herzen dem arteriellen Blut auch venöses beigemischt.

Besonders complicirt gestalten sich die Verhältnisse des Circulationssystems bei den Docoglossen, bei welchen das eine erhalten gebliebene (ursprünglich rechte) Ctenidium allmählich verschwindet und bei den Patelliden durch eine Neubildung, die Mantelrand- oder Kranzkieme, ersetzt wird. Schon bei den Formen mit einer ächten Kieme, den Acmaeiden, übernimmt der Mantel respiratorische Functionen, und nur noch ein Theil des venösen Blutes gelangt in das Ctenidium, der andere aber wird dem Mantelrande zugeleitet, wo sich das arteriell gewordene Blut in einem grossen Ringgefässe (Mantelrandvene) sammelt, das dasselbe

schliesslich dem Vorhofe des Herzens zuführt (Fig. 295). Bei
und Verwandten wird das Blut fast ausschliesslich in den **Rand**
am Mantel mit Sauerstoff beladen. An Stelle des abführenden K
gefässes münden in die Vorkammer zahlreiche kleine Gefässe, di
aus einem Gefässnetz am Kiemenhöhlendache (ein Ctenidium fe
bringen.

b) Pulmonata. Das Blutgefässsystem (Beisp.: **Helix**,
Fig. 298, 299, 162) verhält sich ganz ähnlich wie das der M
cardier. Die wichtigste Abweichung ist durch das Auftreten de
athmung bedingt. Verschiedene Venen sammeln das venöse Bl
dem grossen Leibessinus und dem Lacunensystem und vereinigen
einer grossen Vene, welche den Enddarm begleitet und als **Vena c
laris** in den verdickten und mit der Leibeswand des Nacken
wachsenen Mantelrand verläuft. Aus dieser Vene entspringen zah
venöse Gefässe, die sich an der Unterseite des Mantels oder, mit a
Worten, an der Decke der mit Luft erfüllten Mantelhöhle (Lung
breiten und ein zierliches, respiratorisches Gefässnetz erzeugen. In
Netz wird das venöse Blut arteriell und wird durch zahlreiche (
in die grosse L
vene (**Vena p
nalis**) geleitet,
dem Rectum ann
parallel an der
der Mantelhöhl
hinten verläuft,
den Vorhof de
zens einzutreten
Gefässe des r
torischen Gefäs
erheben sich
oder rippenförm
der Mantelfläche
Mantelepithel, w
sie an der der M
höhle zugekehrte
überzieht, ist
pert.

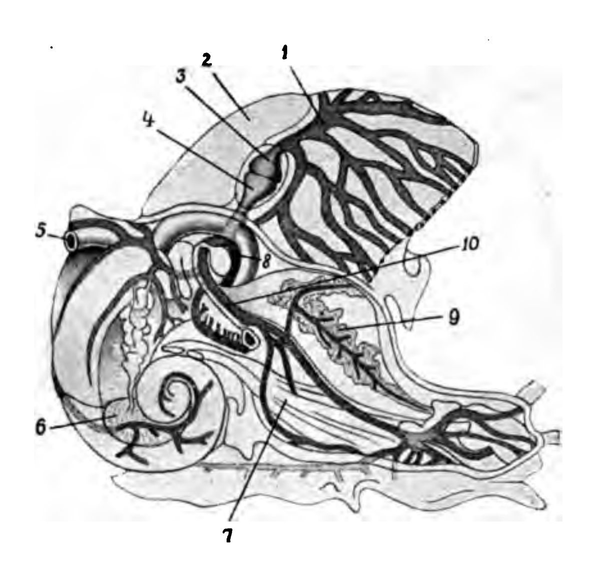



Fig. 298. **Lungenvenen, Herz und Arteriensystem von Helix,** nach Atlas of biol. Der Mantel (Lungendecke) aufgeschnitten und zurückgeklappt. *1* vene (abführendes Lungengefäss), *2* Niere, *3* Vorhof, *4* Kammer des Herzens, *5* durchschnitten, *6* Zwitterdrüse, *7* Spindelmuskel, *8* Aorta visceralis, *9* Speiche *10* Aorta cephalica.

Die abführenden Lungengefässe, welche in der Gegend der
auf der rechten Seite der Lungenvene verlaufen, treten zuerst
Niere ein und lösen sich in ihr in ein feineres Gefässnetz auf, be
in die Lungenvene einmünden.

Die Lagebeziehung zwischen Kopfaorta und Schlundring ist b
Pulmonaten und Opisthobranchiern wechselnd; in der Mehrzahl de
tritt das Gefäss nicht durch den Schlundring, sondern zwische
Pedal- und Visceralganglien hindurch, gelegentlich (z. B. bei den Ely
passirt es den Schlundring wie bei den Prosobranchiern, in a

Fällen zieht es zwischen Pedal- und Parapedalcommissur durch (z. B. bei Acera, bei den Aplysiidae).

Bei den opisthopneumonen Pulmonaten (z. B. Daudebardia, Testacella), bei denen der kleine oder rudimentäre Eingeweidesack an das Hinterende des Körpers gerückt ist, und bei welchen die sonst im Eingeweidesack eingebetteten Organe (Leber, Geschlechtsorgane) in die über dem Fuss liegende Körperhöhle zurückverlagert sind und also vor dem weit hinten befindlichen Herzen liegen, ist die hintere Aorta stark reducirt, die vordere Aorta dagegen sehr stark entwickelt. Die hintere Aorta

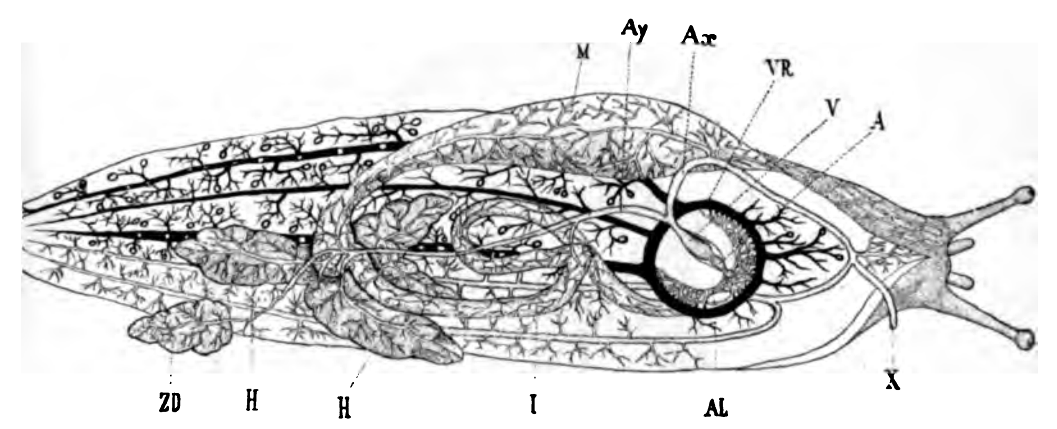



Fig. 299. **Gefässsystem von Limax,** nach von LEUCKART (Wandtafeln) combinirten Zeichnungen von DELLE CHIAJE, 1830, und SIMROTH, 1885. Die Venen, welche das venöse Blut aus dem Körper zur Lunge führen, sind schwarz gehalten. *A* Vorhof, *V* Herzkammer, *VR* venöser Ringsinus der Lungenhöhle, *Ax* Aorta cephalica, *Ay* Aorta visceralis, *M* Muskelmagen, *ZD* Zwitterdrüse, *H* Verdauungsdrüse, *I* Darm, *AL* Athemloch, *X* Arteria genitalis.

versorgt nur die hinteren Leberlappen und die Zwitterdrüse, und es fällt hier der vorderen Aorta (Kopfaorta, A. ascendens) auch die Aufgabe zu, einen Theil jener Organe mit Blut zu versorgen, welche, wie z. B. die vorderen Leberlappen, ein Theil der Geschlechtsorgane, sonst in das Verbreitungsgebiet der hinteren Aorta fallen.

Bei Oncidium giebt die Aorta erst ziemlich weit vom Herzen entfernt einen Ast, die Arteria visceralis, ab, der nicht ohne weiteres der Aorta posterior der anderen Formen entsprechen dürfte, da er nur Verdauungsdrüse, Magen und Theile des Darmes, nicht aber die Geschlechtsorgane versorgt. Die letzteren werden von einem erst nach der A. visceralis aus dem Aortenstamm entspringenden Gefäss gespeist, das zugleich Aeste zur Lungenhöhle sendet und deshalb als Arteria genito-pulmonalis bezeichnet wird (Fig. 300).

Bei den Janelliden fehlt mit der Gefässlunge auch eine Vena pulmonalis. Die Vorkammer communicirt durch eine weite Oeffnung mit dem Rückensinus, in den die Verästelungen der Büschellunge hineinragen. Näheres siehe p. 153 und 154.

Erwähnt sei noch, dass bei den Vaginuliden und, weniger stark ausgesprochen, bei Atopos die Blutgefässe durch zahlreiche, ziemlich rasch aufeinander folgende, musculöse Sphincteren eingeengt werden. Die Bedeutung dieser Einrichtung ist nicht ganz klar; für die Gefässe der

Fusssohle wurde eine Erklärung in der Gliederung der Sohle in viele hintereinander liegende Querwälle (Soleolae), von denen wohl jeder für sich geschwellt werden kann, gesucht.

c) Opisthobranchier. Auch hier sind die Verhältnisse im Wesentlichen wie bei den Prosobranchiern, mit den durch die verschiedene Lage der Kiemen bedingten, zum Theil schon signalisirten Abweichungen.

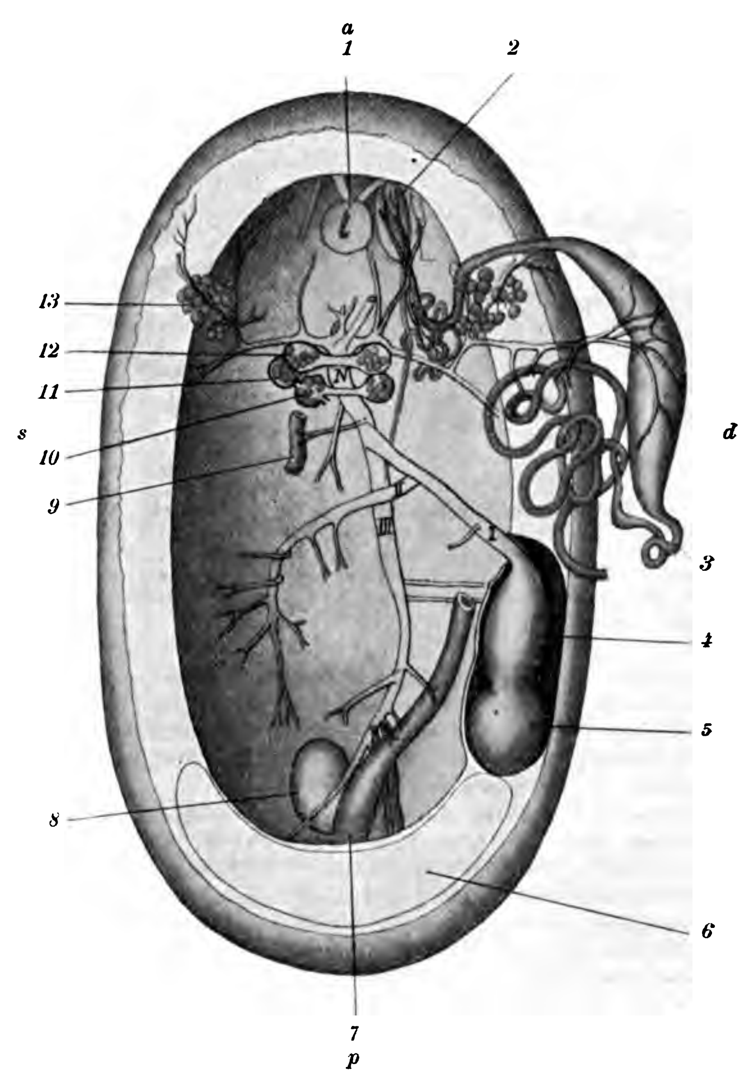



Fig. 300. **Präparat von Oncidium peroni zur Demonstration der Blutgefässe,** von oben, nach PLATE, 1893. Die in der Originalfigur eingezeichneten Nerven und ihre Verzweigungen sind weggelassen worden. *1* Mundrohr, *2* Penisendsack, *3* Penisdrüse, *4* Ventrikel, *5* Vorhof des Herzens, *6* Lungenhöhle, *7* Rectum, *8* Receptaculum seminis, *9* Oesophagus, *10* Visceralganglion, *11* Pedalganglion, *12* Cerebralganglion, *13* Speicheldrüse; Blutgefässe: *I* Aorta, *II* Arteria visceralis, *III* Arteria genito-pulmonalis, *IV* Aorta cephalica; *a*, *p*, *d*, *s*, vorn, hinten, rechts, links.

Zur summarischen Darstellung des Kreislaufes der Tectibranchier wähle ich Gastropteron. Das in ein geräumiges Pericard eingeschlossene Herz befindet sich rechtsseitig vor und über der Kiemenbasis. Es liegt quer, die stärker musculöse Kammer links, der Vorhof rechts, zwischen Kiemenbasis und Herz. Aus der Kammer entspringt die Aorta, die sich sofort in eine vordere und eine hintere Aorta spaltet. Die vordere Aorta dringt in die Kopfhöhle ein. Die von ihr abgehenden Hauptarterien sind: 1) Die Arterie des Copulationsorganes. 2) Die beiden grossen Fussarterien, von denen jede sich bald wieder in 2 Aeste theilt, nämlich a) die vordere Fussarterie; sie verästelt sich reichlich in den Parapodien; b) die hintere Fussarterie, sie läuft jederseits parallel der Medianlinie im medianen Theil des Fusses nach hinten. 3) Die Arterien der Kopfscheibe. 4) Die Arterien des Schlundkopfes und Oesophagus. 5) Das Vorderende der vorderen Aorta verästelt sich in den den Mund umziehenden Geweben. Folgendes sind die Hauptäste der hinteren Aorta: 1) Die Magenarterie. 2) Die Leberarterien. 3) Die Genitalarterien. Aus allen Theilen des Körpers strömt das venöse Blut in reich verzweigten Bahnen zurück in 2 grosse venöse Sinusse, von denen der eine die Kopfhöhle, der andere die Rumpfhöhle darstellt. Weite, aber kurze Blutkanäle führen das venöse Blut aus diesen Sinussen in die Niere, die ein reiches, venöses Lacunensystem aufweist. Aus der Niere tritt es direct in das zuführende Kiemengefäss über, wird in der Kieme arteriell, sammelt sich in dem abführenden Kiemengefäss, der Kiemenvene, welches nach kurzem Verlauf in den Vorhof des Herzens eintritt.

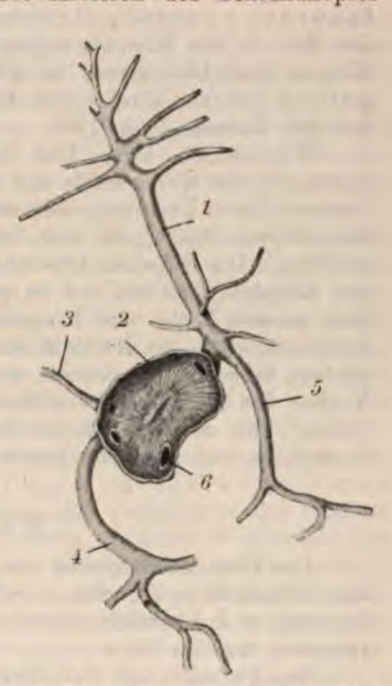



Fig. 301. **Arterielles Gefässsystem von Aplysia depilans**, nach MAZZARELLI, 1893. *1* Aorta, *2* Crista aortae, *3* Arteria gastro-oesophagica, *4* Arteria abdominalis, *5* Arteria genitalis, *6* Oeffnung der Herzkammer.

Nach dieser Darstellung geht alles venöse Blut bei Gastropteron auf seinem Rückwege zum Herzen erstens durch die Niere und zweitens durch die Kieme, so dass das Herz nur von arteriellem Blut durchströmt wird.

Wesentlich anders gestalten sich diese Verhältnisse bei Aplysia (Fig. 301). Aus der Herzkammer tritt die Aorta, die sofort eine Anschwellung, die Crista aortae, zeigt. Von dieser Anschwellung gehen getrennt ab: 1) eine Arteria abdominalis, welche Verdauungsdrüse und Mitteldarm versorgt, 2) eine Arteria gastro-oesophagica, die zu Vorderdarm und Magen zieht, und 3) ein Hauptstamm, die Aorta anterior, von welcher Aeste zu den Genitalorganen und den übrigen,

noch nicht erwähnten Theilen des Körpers gehen. Das venös gewordene Blut sammelt sich in einem grossen venösen Sinus, der es durch das zuführende Kiemengefäss an das Ctenidium liefert, von wo es, arteriell geworden, durch das abführende Kiemengefäss in den Vorhof des Herzens gelangt. Ein Theil des venösen Blutes kommt jedoch aus dem venösen Sinus in die Niere und von hier, ohne dass es die Kieme passirt hat, direct in den Vorhof. So findet sich also im Herzen aus arteriellem und venösem gemischtes Blut. Dieses letzte Verhalten liegt auch bei einer Reihe anderer Tectibranchier vor.

Dorididae. Ohne auf die specielleren Verhältnisse des Kreislaufes einzugehen, sei hier nur erwähnt, dass ein Theil des venösen Blutes direct durch 2 seitliche Gefässe in den Vorhof einmündet. Ein anderer Theil ergiesst sich in einen an der Basis der Kiemenkrone gelegenen inneren, venösen, circumanalen Ringsinus. Aus diesem steigt das Blut in die Kiemen empor, wird in ihnen arteriell, strömt, aus den Kiemen zurückkommend, in ein äusseres circumanales Ringgefäss und aus diesem von hinten durch die Kiemenvene in den Vorhof des Herzens (Fig. 159).

Nudibranchia. Das im Pericard eingeschlossene Herz liegt fast immer vor der Körpermitte und in der Mediane des Körpers. Die aus der Kammer ihren Ursprung nehmende Aorta theilt sich in eine vordere und eine hintere Aorta, die sich beide in ein eigenwandiges Arteriensystem auflösen. Die feineren Arterienzweige öffnen sich in das Lacunensystem des Körpers, das hie und da gefässartige Kanäle bilden kann und mit dem grossen Kopf- und Eingeweidesinus in Verbindung steht. Aus dem Lacunensystem der Rückenanhänge oder der Haut sammeln sich, wie es scheint, eigenwandige Venen, welche das arteriell gewordene Blut in den Vorhof des Herzens zurückführen. Meist sind es schliesslich 3 „Kiemenvenen", die in den hinter dem Herzen liegenden Vorhof einmünden, 2 seitliche und eine von hinten kommende, mediane, unpaare.

### 3. Scaphopoda.

Das Circulationssystem von Dentalium ist — mit alleiniger Ausnahme des rudimentären Herzens — vollständig lacunär und besteht aus Kanälen, Sinussen und Lückensystemen, deren specielle Anordnung hier nicht besprochen werden kann.

Das Pericard mit dem Herzen liegt an der Hinterseite des Körpers, dorsalwärts vom After. Denken wir uns den Darm von Dentalium gestreckt und horizontal gelegt, so würde das Herz in typischer Lage auf der Rückenseite des Enddarmes liegen. Das Herz entbehrt der Vorhöfe und stellt eine sackförmige Einstülpung der vorderen Wand des Pericards in die Pericardialhöhle dar. Durch feine Spalten steht es mit den benachbarten Blutsinussen des Körpers in Verbindung.

### 4. Lamellibranchia.

Herz. Die Regel, welche für fast alle Muscheln gilt, ist die: das Herz ist vom Enddarm durchbohrt, besitzt 2 seitliche Vorhöfe und liegt in einem Pericard.

Es giebt jedoch vereinzelte Ausnahmen von dieser Regel. Bei einigen Species der Gattung Nucula, bei Arca, Anomia liegt die Kammer über (dorsalwärts von) dem Enddarm. In Anbe-

tracht, dass diese Gattungen zu den ursprünglichen Lamellibranchiern gehören, in Anbetracht ferner, dass das Herz der Amphineuren, Scaphopoden und Cephalopoden ebenfalls über, resp. hinter dem Enddarm liegt, kann man diese dorsale Lage für die ursprüngliche Herzlage der Lamellibranchier halten. Die Durchbohrung des Herzens seitens des Enddarmes ist so entstanden zu denken, dass die Kammer von oben her sich nach unten hin um den Enddarm herumbog. Siehe auch Weiteres über diesen Punkt unten.

Das Herz der erwähnten Muschelgattungen ist ausserdem noch dadurch ausgezeichnet, dass die Kammer in der Querrichtung mehr oder weniger stark ausgezogen ist und zwar so, dass seine beiden seitlichen Enden blasenförmig angeschwollen sind, während der mittlere, über dem Darm verlaufende Verbindungstheil enger und dünner ist. Am weitesten gehen diese Verhältnisse bei Arca Noae, wo man von 2 seitlichen Herzkammern sprechen kann, die nicht mehr durch ein einfaches Verbindungsstück zusammenhängen. Die Theilung der Kammer in 2 seitliche Theile hat hier auch eine Theilung der beiden Aorten herbeigeführt. Immerhin verbinden sich sowohl die beiden vorderen, als die beiden hinteren Aortenstämme nach relativ kurzem Verlaufe zu einer unpaaren vorderen resp. unpaaren hinteren Aorta.

Haben die erwähnten Gattungen ein über dem Enddarm liegendes Herz, so haben einige specialisirte Formen ein unter dem Enddarm liegendes Herz, z. B. Meleagrina, Ostrea. (Ueber die gleiche Lage des Herzens bei Malletia siehe weiter unten.) Der Grund dieser Erscheinung dürfte in der zunehmenden Entfernung der Kiemenbasis von der ursprünglichen Herzgegend liegen, wobei die Vorhöfe und mit ihnen die Herzkammer mitgezogen wurden. Dabei bleiben aber die Vorhöfe nicht mehr seitlich von der Kammer, sondern sind an ihre Unterseite verzogen, wo sie, miteinander verwachsen, durch eine grössere oder kleinere Oeffnung communiciren. Pinna, Avicula und Perna zeigen uns die aufeinander folgenden Stadien der Verlagerung des Herzens an die Unterseite des Enddarmes. — Das oben erwähnte Wegrücken der Kiemen aus der ursprünglichen Herzgegend wurde selbst wieder bedingt durch die Verlagerung des immer stärker werdenden, ursprünglich hinteren Schalenmuskels nach vorn und unten bis in die Mitte der jederseitigen Schalenklappe. Dass dieser hintere Schalenmuskel bei fortschreitender Reduction und schliesslichem Schwinden des vorderen zu dem einzigen Schliessmuskel der „Monomyarier“ geworden ist, wurde schon früher betont.

Auch bei Teredo ist die Verbindung von Herzkammer und Enddarm verloren gegangen (Fig. 302). Man vergleiche zunächst das p. 93 Gesagte. Im Zusammenhang mit der ausserordentlich starken Verlängerung des Körpers, speciell der Kiemenregion, nach hinten und einer entsprechenden Verschiebung der Eingeweidemasse treten hier merkwürdige Verlagerungen der inneren Organe auf, in einer Art und Weise, wie wir sie bei keiner anderen Muschel antreffen. Die beiden Adductoren der Schale sind einander sehr genähert, der vordere ziemlich schwach, der hintere stark entwickelt. Der grösste Theil der Eingeweidemasse liegt nun hinter dem hinteren Schalenschliessmuskel, so speciell das Pericard mit dem Herzen und die Niere. Was aber besonders auffällt, ist der Umstand, dass die Niere dorsal vom Pericard gelagert ist, ein Verhalten, das wir bei keiner zweiten Muschel wieder finden, ebenso

sind die Oeffnungen der Niere nach aussen und in das Pericard (Nierentrichter) nicht wie gewöhnlich vorn, sondern am hinteren Ende des Nephridiums zu suchen, und endlich ist derjenige der beiden Nierenschenkel, welcher sonst ventral gelegen ist, hier der dorsale — alles Beweise dafür, dass die Niere bei Teredo eine vollständige Drehung um 180° erlitten und sich dabei, wenn das Pericard als punctum fixum angenommen wird, um das letztere von dessen Unterseite auf seine Rückenfläche verlagert hat. Im Zusammenhang mit der Verschiebung der Kiemen nach hinten sind die Vorhöfe hinter die Herzkammer gerückt, und von der Herz-

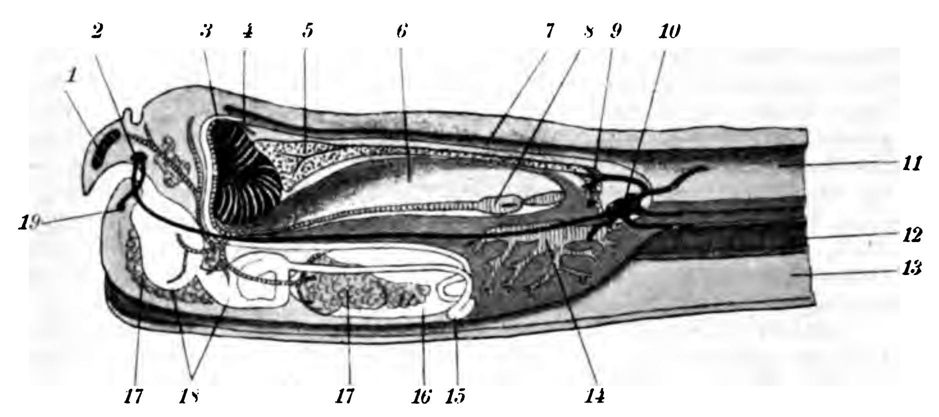



Fig. 302. **Vorderer Körperabschnitt von Teredo mit den wichtigsten Organen,** schematisirt, nach BECK, 1899. *1* Vorderer Schliessmuskel, *2* Cerebralganglion, *3* hinterer Schliessmuskel, *4* Anus, *5* Niere, *6* Pericard mit Herz und Aorta im Inneren, *7* analer Kanal, *8* Herzkammer, *9* Mündung der Niere ins Pericard (Nierentrichter), *10* Visceralganglion, *11* Ausströmungsfach der Mantelhöhle, *12* Kieme, *13* Einströmungsfach der Mantelhöhle, *14* Kiemenvene, *15* Darm, *16* Blindsack des Magens, *17* Verdauungsdrüse, *18* Magen, *19* Pedalganglion. Man vergl. z. B. Fig. 325.

kammer geht nur ein Gefäss nach vorn ab. Der Enddarm verläuft zunächst unter dem Pericard nach vorn, biegt an der Vorderfläche des hinteren Adductors nach oben und mündet an dessen dorsaler Seite aus. Stellt man sich vor, dass die vordere Fläche des hinteren Adductors bei Teredo der oberen, die obere Fläche aber der hinteren des Schliessmuskels der übrigen Lamellibranchier entspricht, so ist die Beziehung zwischen Enddarm und hinterem Adductor wie gewöhnlich. In Folge dieser veränderten Lagerung der Organe hat sich auch das Ausströmungsfach des Mantelraumes zu einem längeren, nach vorn ziehenden Kanal (analer Kanal) ausgezogen, in welchen der Enddarm einmündet.

Die eben vorgetragene Auffassung über den Zusammenhang der verschiedenen Lagebeziehungen des Herzens zum Enddarme bei den Muscheln ist durch neuere Untersuchungen an Protobranchiern einigermaassen erschüttert worden. Die Protobranchier bilden keine so einheitlich gebaute Gruppe, wie früher angenommen wurde; es weichen im Gegentheil die einzelnen Formen in ihren Organisationsverhältnissen ziemlich stark von einander ab. Es hat sich nun gezeigt, dass bei dieser immerhin mit vielen ganz ursprünglichen Merkmalen ausgestatteten Abtheilung schon alle drei erwähnten Lagen des Herzens im Bezug auf den Enddarm vorkommen, ja, dass innerhalb einer und derselben Gattung (Nucula) das Herz bei gewissen Arten (N. nucleus, N. delphinodonta) über dem Enddarm gelegen ist, bei anderen Species (N. proxima) aber vom

Enddarm durchbohrt wird. Bei der Gattung Malletia endlich liegt das Herz sogar unter dem Enddarm. Liess sich nun in den früher erwähnten Fällen bei sehr specialisirten Muscheln eine Verlagerung des Herzens aus einer ursprünglich suprarectalen Lage in eine infrarectale in plausibler Weise erklären, so treffen die dort geltend gemachten Gründe speciell für Malletia nicht zu. Es hat deshalb eine andere Auffassung, dahin gehend, dass ein vom Enddarm durchbohrtes Herz der Stammform der Muscheln zugekommen sei, und dass sich dann von einer derartigen Lagerung aus in einzelnen Fällen eine suprarectale, in anderen eine infrarectale ausgebildet habe, fast ebenso viel für sich, wie jene erstgenannte Ansicht; zum mindesten muss die ganze Frage gegenwärtig als eine offene bezeichnet werden.

Circulation (Fig. 35 und 325). Das Arteriensystem ist eigenwandig und verästelt sich in feine Gefässe, die das Blut in ein Lacunensystem des Körpers entleeren. Das venöse System scheint besonderer eigenwandiger Gefässe zu entbehren, wenn auch die venösen Blutbahnen gefässartige, engere oder weitere Kanäle bilden.

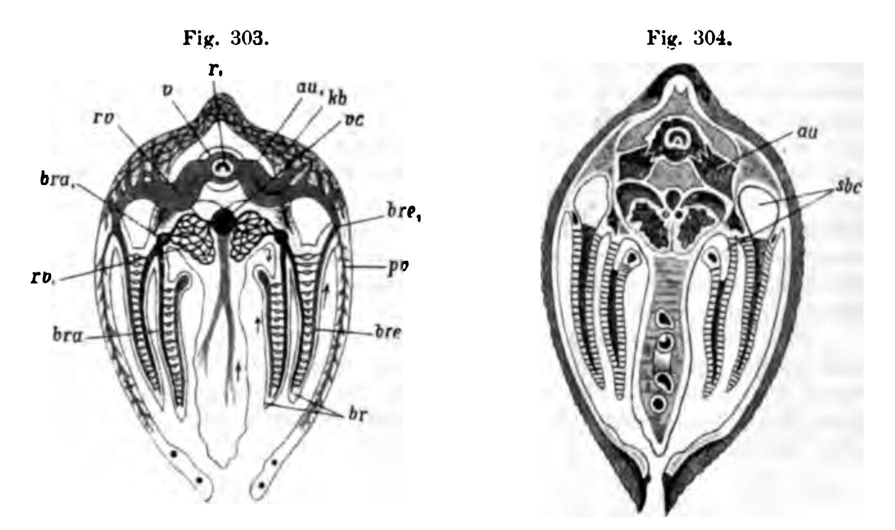



Fig. 303. **Querschnitt durch Anodonta, sur Demonstration des Kiemen- und Nierenkreislaufes, sowie der Kiemenvenen,** nach HOWES, Atlas of biol. *br* Kiemen, *bre* ausleitendes Kiemengefäss (Kiemenvene), welches in die grosse, querdurchschnittene, der Kiemenbasis entlang verlaufende Kiemenvene $bre_1$ einmündet, *pv* Mantelvene, *vc* grosser venöser Körpersinus, *kb* Pericardialdrüse, $au_1$ Vorhof, $r_1$ Rectum, *v* Herzkammer, *rv* und $rv_1$ Nierengefässe, $bra_1$ grosses, an der Basis der Kieme verlaufendes, zuführendes Kiemengefäss (Kiemenarterie), *bra* in die Kieme verlaufender Seitenast desselben. Die venöses Blut führenden Gefässe resp. Sinusse sind schwarz gezeichnet.

Fig. 304. **Weiterer Querschnitt durch Anodonta,** nach HOWES. Die Figur erklärt sich aus Fig. 303. *au* Vorhof, *sbc* vom Wasser durchspülte, mit der Mantelhöhle in Communication stehende Räume an der Kiemenbasis zwischen auf- und absteigender Kiemenlamelle.

Aus der Herzkammer entspringt im Allgemeinen eine vordere und eine hintere Aorta. Die vordere Aorta läuft über dem Darm nach vorn und theilt sich in verschiedene Arterien. Die Arteria visceralis bedient den Darm, die Verdauungsdrüse und die Geschlechtsdrüse; die Fussarterie ernährt den Fuss; die vordere Mantel-

arterie verbreitet sich im vorderen Theil des Mantels und in den Mundlappen.

Die hintere Aorta tritt hinten aus der Kammer aus und verläuft gewöhnlich an der Unterseite des Enddarmes. Sie theilt sich bald in 2 grosse, seitliche Hauptarterien, die hinteren Mantelarterien. Die Hauptstämme der vorderen und hinteren Mantelarterien verlaufen jederseits dem freien Mantelrand entlang und gehen ineinander über, so dass sie zusammen die beiden Mantelrandarterien bilden. Aus den Wurzeln der hinteren Mantelarterien entspringen ferner noch kleinere Arterien, welche den Enddarm, das Pericard, den hinteren Schliessmuskel, die Retractoren der Siphonen etc. versorgen. Aus dem Lacunensystem des Körpers sammelt sich das venöse Blut durch zusammenfliessende Blutkanäle schliesslich in einem venösen Längssinus, welcher unter dem Pericard liegt (Fig. 303).

Von hier aus durchströmt der grösste Theil des Blutes das complicirte, venöse Kanalnetz der beiden Nieren, um sich jederseits in dem der Basis der Kieme entlang verlaufenden zuführenden Kiemengefässe (Kiemenarterie) zu sammeln und von diesem aus in die beiden Kiemenlamellen einzutreten. Es wird in den Kiemen bei der Athmung arteriell, strömt als arterielles Blut in das der Kiemenarterie parallel verlaufende abführende Kiemengefäss (Kiemenvene) und von diesem in den Vorhof des Herzens.

Ein Theil des venösen Blutes aber gelangt durch directe Verbindungen aus dem venösen Sinus in die Kiemenarterie (mit Umgehung der Nieren) und ein Theil (vom Mantel kommend) sogar mit Umgehung der Nieren direct in die Vorhöfe. Durch diese letztere Communication wird also dem das Herz durchströmenden, aus den Kiemen stammenden, arteriellen Blute ein wenig venöses beigemischt, sofern dasselbe nicht etwa im Mantel geathmet hat.

Bei den Septibranchiern, deren Kiemen weitgehenden Umwandlungen unterworfen wurden, gelangt das Blut aus dem venösen Sinus vor allem in den Mantel, dessen innere Fläche respiratorische Functionen übernommen hat; es wird dort arteriell und geht dann in die Vorhöfe zurück.

---

Nicht bei allen Lamellibranchiern entspringt aus dem Herzen eine vordere und eine hintere Aorta. Gerade in den niederen Gruppen der Protobranchier (?) und Filibranchier giebt es zahlreiche Formen (Anomia, Mytilidae), bei denen aus der Kammer nur ein einziger vorderer Aortenstamm hervorgeht, der aber bald eine Arterie, die Arteria visceralis, abgiebt, welche diejenigen Gebiete bedient, die bei den übrigen Lamellibranchiern durch die Aorta posterior versorgt werden. Hierin, das heisst in dem Vorhandensein einer einzigen, aus der Kammer entspringenden Aorta, stimmen die erwähnten niederen Muscheln mit Chiton und den Gastropoden überein. Dass die Aorta bei den Prosobranchiern und den meisten Pulmonaten hinten aus der Herzkammer austritt, ist ein secundäres Verhalten, hervorgerufen durch die Verlagerung des Pallialcomplexes nach vorn. Indessen scheint es, dass man auch bei den Muscheln das Auftreten eines einzigen Aortenstammes nicht als das primäre Verhalten ansehen darf, indem, wie kürzlich gezeigt wurde, die grosse Mehrzahl der Protobranchier, vielleicht alle, eine vordere und eine hintere Aorta besitzen.

Es ist noch zu bemerken, dass bei einer sehr specialisirten Muschel, bei Teredo nämlich (ähnlich verhalten sich Ostrea und Vulsella), die hintere Aorta mit der vorderen verschmilzt, so dass auch hier ein gemeinsamer Aortenstamm die Herzkammer verlässt.

Bei mit Siphonen ausgestatteten Lamellibranchiern kommt an der hinteren Aorta, nahe der Stelle, wo sie aus der Herzkammer austritt, eine musculöse und contractile Erweiterung vor, die als Bulbus arteriosus bezeichnet worden ist. Sie hat vielleicht die specielle Function, beim Ausstrecken der Siphonen durch Blutschwellung wirksam zu sein. Das Zurückfliessen des Blutes in die Herzkammer bei der Contraction (Systole) des Bulbus arteriosus verhindert eine von seiner vorderen Wand in ihn hineinragende, zungenförmige Klappe. Klappen kommen auch sonst an verschiedenen Stellen des Blutgefässsystems der Muscheln vor; als Beispiel sei die sogen. KEBER'sche Klappe genannt, die sich an der Einmündungsstelle der venösen Bahnen des Fusses in den oben erwähnten venösen Hauptsinus findet und die eine Rolle spielt bei der Schwellung des Fusses (siehe auch Abschnitt: Wasseraufnahme, p. 184).

## 5. Cephalopoda.

Herz (Fig. 226, 292 und 305). Es muss hier zunächst wieder auf die wichtige Thatsache hingewiesen werden, dass Nautilus ein Herz mit 4 Vorhöfen, die Decapoden und Octopoden ein Herz mit 2 Vor-

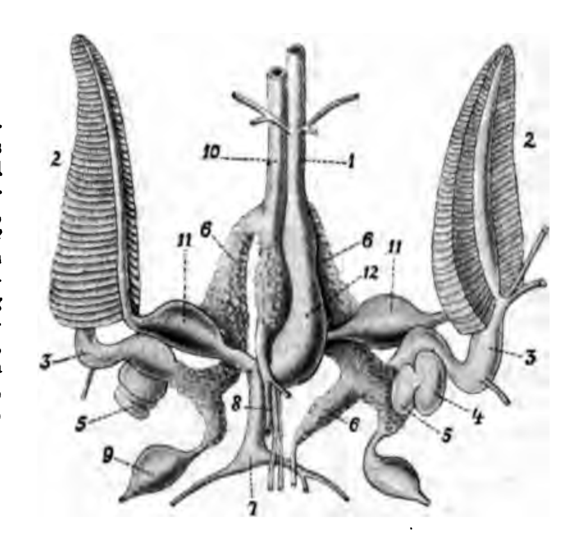



Fig. 305. **Circulationssystem, Venenanhänge des Nephridialsystems und Kiemen von Sepia officinalis,** von vorn, nach HUNTER, 1834. *1* Aorta cephalica, *2* Ctenidien, *3* zu den Ctenidien führende Venen, *4* Kiemenherzen, *5* Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), *6* Venenanhänge des Nephridialsystems, *7* Aorta abdominalis, *8* Vena abdominalis, *9* seitliche Venen, *10* Vena cephalica, *11* Vorhöfe, *12* Herzkammer.

kammern besitzen. Dieser Umstand hängt mit der verschiedenen Zahl der Ctenidien (4 bei Nautilus: Tetrabranchia, 2 bei Decapoden und Octopoden: Dibranchia) zusammen.

Bei Nautilus ist das Herz ein fast viereckiger, jederseits in zwei Zipfel ausgezogener Sack, und die 4 Vorhöfe, die in die 4 Herzzipfel einmünden, sind langgestreckte Schläuche, welche eher wie erweiterte Kiemenvenen, als wie Vorkammern aussehen.

Die kräftig musculöse Herzkammer der Dibranchia ist fast überall schlauchförmig verlängert. Bei den Octopoden liegt sie quer, so dass die 2 Vorhöfe in einer Flucht mit ihr liegen. Bei den Oegopsiden (Ausnahme Veranya) liegt sie in der Längsaxe des Körpers, ist also nach unserer Orientirung in dorsoventraler Richtung verlängert, und die Vorhöfe stehen senkrecht zu ihr. Eine Zwischenstellung zwischen Octopoden und Oegopsiden nehmen bezüglich der Lage des Herzens die Myopsiden ein.

Das hier besprochene Herz ist das dem Herzen der übrigen Mollusken entsprechende. Man bezeichnet es als arterielles Herz, zum Unterschied von den venösen Herzen, die weiter unten besprochen werden sollen.

Circulation. Zunächst muss hier hervorgehoben werden, dass das Blutgefässsystem ein wenigstens theilweise geschlossenes ist. Es existirt nicht nur ein reich verzweigtes, eigenwandiges Arteriensystem, sondern auch ein reich verzweigtes, eigenwandiges Venensystem. Beide gehen an gewissen Körperstellen, z. B. in der Haut und in verschiedenen Muskelschichten, durch ein System von Haargefässen (Capillaren) direct ineinander über. An anderen Stellen aber ergiessen die Arterienzweige das Blut in ein Lückensystem; das venös gewordene Blut sammelt sich aus diesem in Sinussen (besonders in einen peripharyngealen Kopfsinus), um von da aus durch eigenwandige Venen den Kiemen zugeführt zu werden.

Aus der Herzkammer nehmen 2 Aorten ihren Ursprung, erstens die nach unten (gegen den Kopffuss) verlaufende Aorta cephalica, und zweitens die nach oben gegen die Spitze des Eingeweidesackes verlaufende Aorta abdominalis. Die Aorta cephalica ist viel stärker als die A. abdominalis. Sie giebt in ihrem Verlaufe zunächst Aeste an den Mantel und die vordere Körperwand ab, versieht den Magen, das Pankreas, die Verdauungsdrüse, den Oesophagus, die Speicheldrüsen und den Trichter mit Arterien. Nachdem sie hierbei den Oesophagus begleitet hat, gabelt sie sich, im Kopfe angekommen, in 2 Aeste, die sich an die Basis der Arme begeben, um sich hier in ebenso viele Arteriae brachiales zu theilen, als Arme vorhanden sind.

Die Aorta abdominalis versieht im Allgemeinen den Enddarm, den Tintenbeutel, die Geschlechtsorgane, den dorsalen Theil der Körperwand und die Flossen, wo solche vorhanden sind, mit Arterien.

Nur bei den Oegopsiden entspringen indessen bloss die zwei erwähnten Aorten aus der Herzkammer. Bei den Octopoden und Myopsiden nehmen gewisse Arterien, die zum Verbreitungsgebiet der Aorta abdominalis der Oegopsiden gehören, einen directen Ursprung aus der Herzkammer, so vornehmlich die Arteria genitalis, welche zu der Keimdrüse verläuft, und bei Myopsiden ein feines, als Art. (Aorta) anterior bezeichnetes Gefäss.

An einzelnen Stellen können die Arterien zu kleinen, musculösen und contractilen Erweiterungen, peripheren Arterienherzen, anschwellen.

Bei Nautilus (Fig. 306 und 307) entspringt aus der Herzkammer ausser der Aorta cephalica die sogen. kleinere Aorta, die sich sofort in 2 Aeste, die vordere und hintere Pallialarterie, theilt. Die vordere Pallialarterie giebt zunächst Aeste an den Darm ab (Intestinum und Rectum), sendet dann jederseits einen Zweig zu den Kiemen und Osphradien, der beim Weibchen auch die Nidamentaldrüse versorgt, und tritt hierauf in den hinteren, freien Theil des Mantels ein, an dessen

Rande sie sich in zwei Mantelrandarterien verzweigt. Diese letzteren communiciren mit einem Aste der Aorta cephalica, so dass im arteriellen Kreislauf ein besonderer „Circulus pallialis“ entsteht. Die hintere Pallialarterie verläuft nach oben und vorn und versorgt die vordere Partie des Mantels, sowie den häutigen Sipho.

Ferner entspringen direct aus dem Herzen 3 besondere Arterien, welche zur Gonade und zu anderen Theilen des Geschlechtsapparates gehen.

Die „kleinere Aorta“ mit ihren Aesten dürfte wohl in erster Linie der Aorta abdominalis zu vergleichen sein.

Fig. 306.

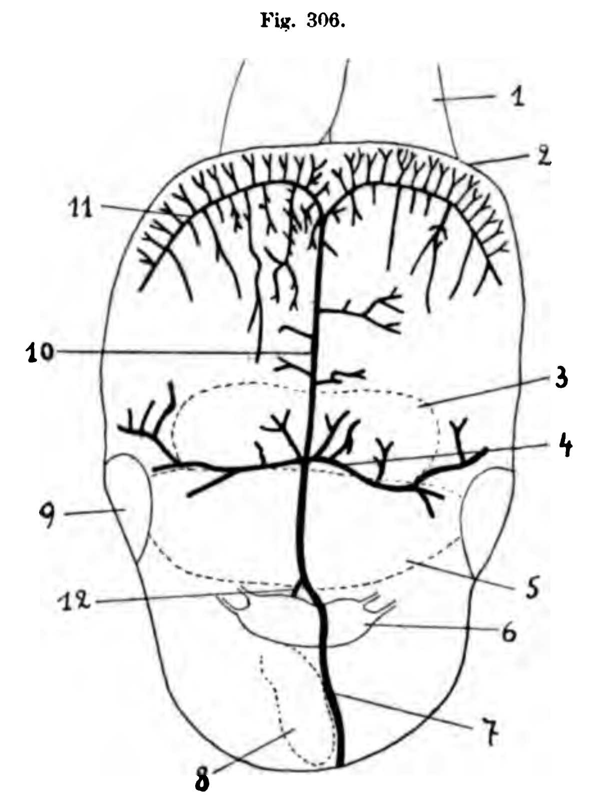



Fig. 306. **Pallialarterien von Nautilus pompilius,** Weibchen, von hinten gesehen, nach WILLEY, 1896. *1* Trichter, *2* Mantelrand, *3* Gegend der Nidamentaldrüsen, *4* Arteria branchio-osphradialis, *5* Gegend der Nieren, *6* Herz, *7* Arteria pallialis posterior, *8* Gonade, *9* Schalenmuskel, *10* Arteria pallialis anterior, *11* Mantelrandarterie, *12* intestinaler Ast der vorderen Pallialarterie.

Fig. 307.

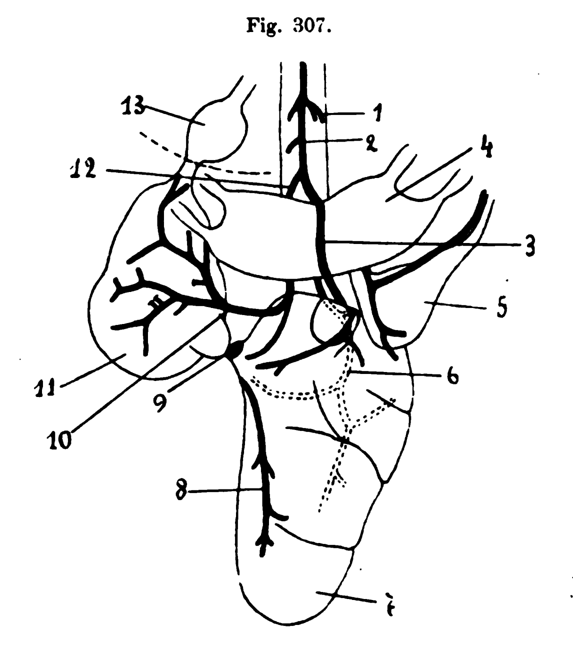



Fig. 307. **Genitalarterien von Nautilus pompilius,** Männchen, von hinten gesehen, nach WILLEY, 1896. *1* Rectalarterien, *2* vordere Pallialarterie, *3* hintere Pallialarterie, *4* Herz, *5* birnförmige Blase mit ihrer Arterie, *6* Genitalarterie, *7* Hoden, *8* Ast der Genitalarterie, *9* Oeffnung des Hodens, *10* Arterie zu dem rechtsseitigen Geschlechtsweg, *11* Vesicula seminalis, *12* Intestinalarterie, *13* Spermatophorensack.

Das Venensystem wollen wir zunächst für Sepia kurz beschreiben. In jedem Arm sammelt sich das venöse Blut (z. Th. durch Capillaren, z. Th. durch Lacunen) in einer der Innenseite der Arme entlang verlaufenden Vene. Alle Armvenen ergiessen ihr Blut in einen die Mundmasse umgebenden, ringförmigen Kopfsinus, welcher überhaupt das venöse Sammelreservoir für die ganze Kopffussgegend ist. Aus diesem Sinus entspringt die grosse Kopfvene (Vena cephalica), welche auf der Hinterseite des Oesophagus und der Leber in den Eingeweidesack emporsteigt. Sie sammelt auf ihrem Wege venöses Blut aus der Leber, dem Trichter u. s. w. Etwas unter dem Magen theilt sie sich gabelig in die beiden Hohlvenen (Venae cavae), welche in die beiden an der Basis der Kiemen liegenden contractilen Venenherzen einmünden. Aus dem oberen Theil des Eingeweidesackes sammelt sich das Blut in mehreren Abdominalvenen. Die wichtigsten sind folgende. Eine unpaare Vena abdominalis mündet in die Vena cephalica genau an der Stelle, wo sie sich in die Venae cavae theilt. Zwei seitliche Abdominalvenen münden in die Hohlvenen nahe der Stelle, wo sie in die Kiemenherzen eintreten.

Alle diese Venen tragen in der Region des Herzens traubenförmige oder lappige Anhänge, die Venenanhänge. Alle diese Anhänge sind hohl und communiciren überall mit den Venen, so dass sie also reichlich von Blut durchspült werden. Die Höhle, in welche diese Anhänge vorragen, ist die Höhle der Nierensäcke, und das Epithel, welches die Venenanhänge überzieht, gehört zur Epithelwand der Niere (vergl. diese).

Wir sehen also, dass auch hier das aus dem Körper zurückströmende Blut reichlich Gelegenheit hat, in den Venenanhängen die in ihm enthaltenen excretorischen Bestandtheile an die Niere abzugeben.

An den beiden venösen Kiemenherzen finden sich Anhänge, die Pericardialdrüsen, von denen später die Rede sein wird. Die beiden Kiemenherzen dienen dazu, bei ihrer Contraction das venöse Blut in das zuführende Kiemengefäss zu treiben. Das in den Kiemen arteriell gewordene Blut (über den Kiemenkreislauf vergl. p. 147) strömt durch das ausführende Kiemengefäss, die sogenannte Kiemenvene, in die Vorkammern des Herzens und von da in die Kammern.

Im Gegensatz zu den übrigen Mollusken strömt bei den Cephalopoden das gesammte aus dem Körper zurückkehrende Blut durch die Kiemen, so dass das Herz nur arterielles Blut erhält.

Der weitaus grösste Theil des venösen Blutes kommt (in den Venenanhängen) mit der Niere in Berührung, bevor es in die Kieme eintritt.

Bei den Octopoden zeigt das Venensystem nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten. Bei Octopus verlaufen an der Aussenseite eines jeden Armes zwei mit einander durch Anastomosen verbundene Venen, die das venöse Blut der Arme sammeln. An der Basis der Arme verbinden sich diese Venen zunächst paarweise, dann so, dass aus ihrer jederseitigen Verbindung eine laterale Kopfvene hervorgeht.

Die beiden seitlichen Kopfvenen vereinigen sich mit einander zu der grossen, vor dem Trichter hinter dem Oesophagus emporsteigenden Vena cephalica. Die Armvenen ergiessen also hier ihr Blut nicht erst in einen venösen Ringsinus des Kopfes, wie das bei Sepia der Fall war, sondern sie stehen mit der Vena cephalica in directer Verbindung. Nichtsdestoweniger existirt auch bei Octopus ein Kopfsinus. Dieser steht aber nicht in Verbindung mit der Vena cephalica, wohl aber mit einem grossen,

den ganzen Eingeweidesack erfüllenden Sinus, welcher nichts anderes ist als die primäre Leibeshöhle, und in der die Eingeweide, vom venösen Blute gebadet, liegen. Aus diesem grossen venösen Sinus strömt das Blut durch zwei grosse und weite Venen, die sogenannten „Peritonealtuben“, in den oberen Theil der Vena cephalica, nahe der Stelle, wo sich diese in die zwei Hohlvenen theilt.

Bei Nautilus existirt ein grosser Sinus, ventral(kopf-)wärts im Körper gelegen, der unter anderem den stark entwickelten Kropf und die Vena cava einschliesst; er erstreckt sich mit zahlreichen kleineren Bluträumen in den Kopf hinein. Die Vena cava communicirt durch Oeffnungen in ihrer Wandung direct mit dem Hauptsinus.

Nautilus ist vor allem durch das Fehlen der Kiemenherzen ausgezeichnet. Ferner theilt sich jede der beiden Hohlvenen in zwei Aeste, die als zuführende Kiemengefässe zu den Kiemen gehen.

Die Bluträume des Körpers setzen sich auch mit dem maschigen Gewebe des Siphos, das dessen inneren Hohlraum umschliesst, in Verbindung.

## XVIII. Die Leibeshöhle.

(Primäre und secundäre Leibeshöhle, Pericard, Pericardialdrüsen.)

Man unterscheidet bei den Mollusken eine primäre und eine secundäre Leibeshöhle. Die erstere stellt im Allgemeinen das Lacunen- und Sinussystem des Körpers dar, in welches sich die Arterien öffnen, und aus welchem die Venen, wo solche vorhanden sind, ihr Blut beziehen. Sie ist ohne eigene Epithelwand, d. h. sie wird begrenzt, je nach den örtlichen Verhältnissen, vom angrenzenden Bindegewebe, Nervengewebe, Muskelgewebe, oder auch von Epithelien, die aber, wie das Darmepithel, Körperepithel, Nierenepithel etc., anderen Organen angehören.

Die sogenannte secundäre Leibeshöhle oder das Coelom ist bei der grossen Mehrzahl der Mollusken als Leibeshöhle sehr reducirt und erhält sich meist nur in zwei beschränkten Höhlen, erstens dem Pericard oder Herzbeutel und zweitens der Höhlung der Gonaden (Hoden, Ovarien, Zwitterdrüsen). Sie ist immer allseitig von einer eigenen Epithelwand, dem Endothel der Leibeshöhle, ausgekleidet. Sie entspricht der ächten, von einem Endothel ausgekleideten Leibeshöhle, dem Coelom der Anneliden. Wie dieses, steht sie mit den nach aussen leitenden Nephridien (bei den Mollusken gewöhnlich nur in einem Paar vorhanden) durch die Nephridialtrichter in offener Verbindung, so dass also eine Sonde von aussen durch die Niere in die secundäre Leibeshöhle, und zwar in denjenigen Theil derselben eingeführt werden könnte, welcher als Pericard das Herz enthält. Die Keimlager sind als Wucherungen des Endothels der secundären Leibeshöhle zu betrachten. Im Pericard differenzirt sich ihr Epithel bei sehr vielen Mollusken zu Drüsen, die, als Pericardialdrüsen bezeichnet, wohl neben den Nieren excretorisch thätig sind.

Dass das Lumen der Geschlechtsdrüsen der Mollusken ein Theil einer ächten Leibeshöhle ist, und dass die Keimlager selbst, d. h. jene Zellcomplexe, welche die Eier und Spermatozoen liefern, Wucherungen der Endothelwand dieser Leibeshöhle darstellen, wäre schon a priori eine berechtigte Suggestion. Nun finden sich aber bei gewissen Mollusken, nämlich bei den Solenogastriden, bei Sepia und bei Nautilus, Verhältnisse, welche diese Auffassung direct stützen. Bei diesen Formen steht nämlich der Geschlechtsdrüsensack in offener Verbindung mit dem übrigen Theil der secundären Leibeshöhle, ist gewissermaassen nur ein unvollständig abgegliederter Abschnitt derselben.

Bei den Solenogastres (Typus Proneomenia) liegt die Zwitterdrüse als ein langgestreckter Schlauch über dem Mitteldarm. Auf dem Querschnitt erscheint dieser Schlauch fast herz- oder nierenförmig, indem er rechts und links nach unten ausgebuchtet ist. Das kommt dadurch zu Stande, dass der Mitteldarm dorsalwärts eine schmale, aber tiefe Längsfurche bildet, welche von unten her in den Zwitterdrüsenschlauch einschneidet. Der Zwitterdrüsenschlauch ist im Innern durch eine Scheidewand, deren Endothelwand die Bildungsstätte der Eier ist, in zwei seitliche Räume getrennt, die selbst wieder von Scheidewänden durchzogen sein können, auf denen die Geschlechtsproducte sich entwickeln. Besonders deutlich ist diese Theilung des Zwitterdrüsenschlauches in zwei seitliche Kammern in seinem hinteren Theile, wo sich die beiden Kammern schliesslich voneinander isoliren und als zwei kurze Leitungskanäle der Geschlechtsproducte getrennt in das Pericard einmünden.

Wenn wir die Verhältnisse der secundären Leibeshöhle von Proneomenia vergleichen mit denen eines Anneliden, so kommen wir zu folgendem Resultat.

Im Bereiche des Mitteldarmes fehlt das Rückengefäss. Die Leibeshöhle ist viel weniger geräumig, so dass sie den Darm nur noch auf seiner Rückenseite umgiebt. Sie ist nur als Zwitterdrüsensack entwickelt, dessen Endothelwand die Geschlechtsproducte liefert.

In der Gegend des Enddarmes ist das im dorsalen Mesenterium liegende Rückengefäss als Herz entwickelt, während die Leibeshöhle hier als Pericard imponirt.

Das Pericard steht durch zwei Kanäle mit der Kloake in Communication, die mit Recht vom morphologischen Gesichtspunkte aus als Nephridien betrachtet werden (vergl. Fig. 308).

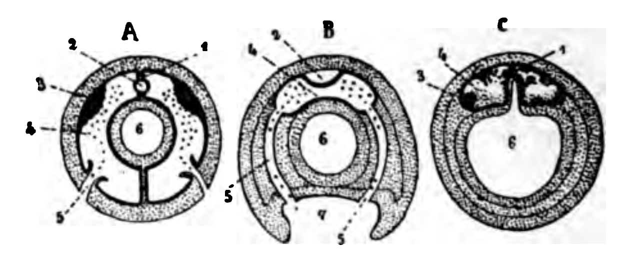



Fig. 308. **Schematische Querschnitte durch einen Ringelwurm *A* und einen Solenogastriden *B* und *C* zur Demonstration der Beziehungen der secundären Leibeshöhle zu Gonaden und Nephridien.** *B* Gegend der Kloake. *C* Gegend des Mitteldarmes. *1* Dorsales Mesenterium, *2* Rückengefäss resp. Herz, *3* Keimepithel, *4* secundäre Leibeshöhle, in *B* Pericard, in *C* Zwitterdrüse, in der secundären Leibeshöhle Geschlechtsproducte, *5* Nephridien, *6* Darm, *7* Kloake.

Da bei den Solenogastres, Nautilus und Sepia die Genitaldrüsenschläuche oder -säcke als Theile der secundären Leibeshöhle erkannt sind, so folgt daraus, dass sie auch bei allen übrigen Mollusken unter diesen Gesichtspunkt fallen, wenn sie auch mit der übrigen secundären Leibeshöhle nicht mehr in directem Zusammenhang und offener Communication stehen.

Bei den Chitoniden ist nach früheren Angaben die secundäre Leibeshöhle in recht ansehnlicher Ausdehnung erhalten. Sie zerfällt danach in drei, untereinander nicht mehr zusammenhängende Abschnitte. Der eine Abschnitt enthält den Darm und die Verdauungsdrüse (Leber), die also aussen, d. h. gegen die Leibeshöhle zu von einem Endothel überzogen sind. Die Mesenterien, welche ursprünglich den Darm an die Leibeswand befestigten und an welchen das parietale Endothel der Leibeswand sich in das viscerale Endothel des Darmes und der Leber fortsetzte, sind jedoch verschwunden bis auf Reste, die sich am Enddarm erhalten haben. Die beiden übrigen Abschnitte der secundären Leibeshöhle sind: 1) das Pericard, und 2) die Genitaldrüse. Gewisse Bänder, durch welche die drei Abschnitte mit einander verbunden sind, wurden als die eingeschnürten Reste der Communication zwischen den drei Abtheilungen der ursprünglich einheitlichen secundären Leibeshöhle aufgefasst (Fig. 309).

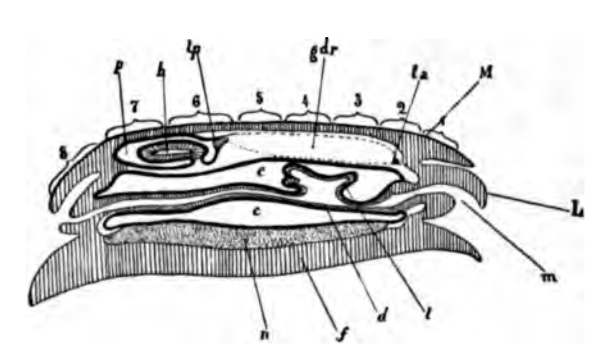



Fig. 309. **Schematischer Längsschnitt durch Chiton, zur Demonstration der Beziehungen zwischen den verschiedenen Abtheilungen der secundären Leibeshöhle,** nach HALLER, 1882. *1—8* Lage der 8 Schalenplatten auf dem Rücken, *M* vorderer Theil des Rückenintegumentes, *L* Schnauze, *m* Mund, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *d* Darm, *f* Fuss, *n* Niere, *p* Pericard, *c* den Darm umgebender Theil der secundären Leibeshöhle, *h* Herz, *lp* Verbindungsband zwischen Pericard und Gonade, *gdr* Gonade, *la* Verbindungsband zwischen Gonade und vorderem Theil der den Darm umgebenden secundären Leibeshöhle.

Neuerdings wird nun das Vorkommen eines Endothels in jenem erstgenannten, den Darm und die Verdauungsdrüse umschliessenden Abschnitt aufs Bestimmteste bestritten, so dass jener Theil demnach der primären Leibeshöhle zuzurechnen wäre und das Coelom sich hier wie bei allen anderen Mollusken auf das Pericard und die Gonadenhöhle beschränken würde[1]).

1) Gleich wie für die Placophoren wurde auch von einer Seite das Vorhandensein einer noch ziemlich ausgedehnten, neben Pericard und Gonadenhöhle in Betracht fallenden, secundären Leibeshöhle bei den niedersten Gastropoden, den Rhipidoglossen und Docoglossen behauptet. Dieser Coelomabschnitt würde hier durch einen Raum dargestellt, der sich zwischen den Eingeweiden (Gonade, Darm, Verdauungsdrüse) ziemlich weit nach vorn und nach unten bis zum Fusse erstreckt. Dieser Raum soll von einem Endothel ausgekleidet sein und bei gewissen Docoglossen (Monobranchia) noch mit dem Pericard in offener Communication stehen. Neuere Untersuchungen haben indessen das Vorkommen dieses extrapericardialen Coelomtheiles sehr in Zweifel gesetzt.

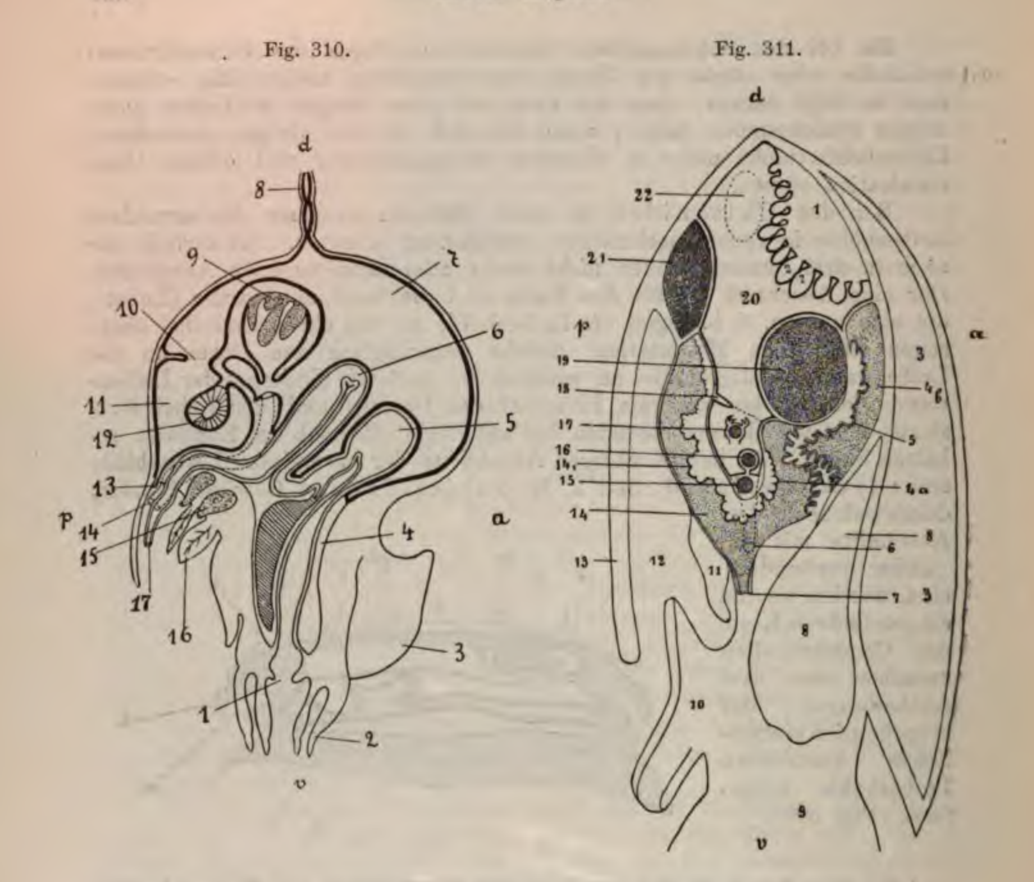



Fig. 310. **Schematische Darstellung der secundären Leibeshöhle von Nautilus,** Weibchen, nach HALLER (SEMON, Zool. Forschungsreisen), 1894. Die Wandung der secundären Leibeshöhle ist durch die dicke schwarze Linie gegeben. *a* Vorn, *p* hinten, *d* dorsal, *v* ventral, *1* Mund, *2* Tentakel, *3* Kopfkappe, *4* primäre Leibeshöhle, *5* Magen, *6* Darm, *7* secundäre Leibeshöhle, z. Th. Gonadenhöhle, *8* Sipho, *9* Ovarium, *10* Verbindung zwischen Gonadenhöhlenabschnitt und Pericardialabschnitt der secundären Leibeshöhle, *11* Pericard, *12* Herz, *13* Oeffnung der secundären Leibeshöhle in die Mantelhöhle (abgelöster Nierentrichter; die Oeffnung liegt thatsächlich dicht neben der Nierenöffnung), *14* Oeffnung des Oviducts (liegt thatsächlich rechts vom Anus), *15* Niere, *16* Kieme, *17* Anus.

Fig. 311. **Schematische Darstellung der secundären Leibeshöhle von Sepia,** nach GROBBEN, 1884. Medianer Längsschnitt durch den Körper, in den aber auch Organe eingezeichnet sind, die, weil paarig und symmetrisch, nicht in die Schnittebene fallen. Die Umrisse der secundären Leibeshöhle sind durch dickere Linien hervorgehoben. *1* Weiblicher Keimkörper mit in die Gonadenhöhle (Ovarialkapsel, Abschnitt der secundären Leibeshöhle) vorragenden Eiern *2*, *3* Schale, *4b* vorderer Theil des Nierensackes, *5* Pancreasanhänge des Ausführungsganges (Gallenganges) der Verdauungsdrüse (Leber), *4a* vordere Venenanhänge des Nierensystems, *6* Mündung (Trichter) der Niere in die secundäre Leibeshöhle, *7* äussere, d. h. Mantelöffnung der Niere, *8* Verdauungsdrüse (Leber), *9* Kopffuss, *10* Trichter, *11* Ende des Eileiters mit weiblicher Geschlechtsöffnung, *12* Mantelhöhle, *13* Mantel, *14* hinterer Theil des Nierensackes, $14_1$ hintere Venenanhänge des Nephridialsystems, *15* Darm, *16* Herz, *17* Kiemenherz mit Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), *18* Falte, welche die secundäre Leibeshöhle unvollständig in eine obere und in eine untere Abtheilung sondert, *19* Magen, *20* obere Abtheilung der Leibeshöhle (grösstentheils Gonadenhöhle), *21* Pigmentdrüse (Tintenbeutel), *22* Mündung des Eileiters in die Gonadenhöhle; *d* dorsal, *v* ventral, *a* vorn, *p* hinten.

Von der primären Leibeshöhle ist eine besondere Kopfhöhle, wie schon beim Abschnitt Circulationssystem hervorgehoben wurde, durch ein Zwerchfell (Diaphragma) abgegrenzt.

Es empfiehlt sich, im Anschluss an die Amphineuren die Cephalopoden zu behandeln. Bei Nautilus, Fig. 310, und den Decapoden (Beispiel Sepia, Fig. 311) ist im dorsalen Theil des Eingeweidesackes eine geräumige secundäre Leibeshöhle vorhanden. Sie ist bei Sepia durch ein vorspringendes Septum unvollständig in 2 übereinander liegende Räume getheilt, von denen der untere als Pericardialraum das Herz mit den von ihm ausgehenden oder zu ihm zurückkehrenden Arterien und Venen, die Kiemenherzen und die Pericardialdrüsen enthält, während der obere den Magen und die Geschlechtsdrüse birgt. Bei Nautilus ist die Trennung der beiden Abtheilungen stärker ausgesprochen und das Septum von 3 Oeffnungen durchbohrt; in den oberen Coelomraum ragt ausser dem Magen vor allem noch eine Darmschlinge hinein. Dieser gesammte Raum, welcher auch als Visceropericardialhöhle bezeichnet wird, ist von Endothel ausgekleidet, welches auch die in ihm liegenden Organe überzieht. Er steht durch 2 Oeffnungen (Wimpertrichter) mit den beiden Nierensäcken in Verbindung.

Bei Nautilus fehlen diese Communicationen zwischen Coelom und Nierensäcken; dafür mündet der pericardiale Theil der secundären Leibeshöhle durch 2 Kanäle direct in die Mantelhöhle. Die Oeffnungen dieser Kanäle liegen dicht neben den Nierenöffnungen; die Kanäle selbst sind als ein Paar Nieren- oder Wimpertrichter aufzufassen, die sich von den Nierensäcken emancipirt haben. Sie münden auch bei gewissen Decapoden ganz in der Nähe der äusseren Nierenöffnungen in die Nierensäcke. Aus dem Gesagten geht auch hervor, dass nur ein Paar Nephridien von Nautilus Renopericardialgänge besitzt oder vielmehr besessen hat.

Bei Nautilus setzt sich der Theil des Coeloms, welcher die Gonade enthält, in den Kanal des häutigen Siphos fort.

Ist die secundäre Leibeshöhle bei Nautilus und den Decapoden sehr geräumig, so ist sie dagegen bei den Octopoden sehr stark reducirt und auf ein enges, aber dickwandiges Kanalsystem eingeschränkt, welches früher als Wassergefässsystem bezeichnet wurde. Die bei Nautilus und den Decapoden in ihr liegenden Organe: arterielles Herz mit zu- und ab-

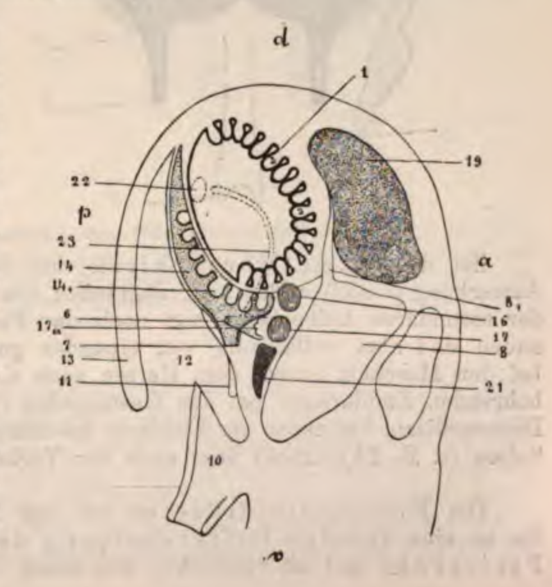



Fig. 312. **Eledone moschata.** Die Figur entspricht der Fig. 311 von **Sepia**, nach GROBBEN, 1884. *8₁* Ausführungsgang der Verdauungsdrüse, *17a* Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang), *23* Wasserkanäle.

leitenden Gefässen, Kiemenherzen, Magen, liegen jetzt nicht mehr in ihr, sondern ausserhalb derselben und sind selbstverständlich auch nicht mehr von einem Endothel überzogen. Trotzdem zeigt das erwähnte Kanalsystem der Octopoden noch die nämlichen, morphologisch wichtigen Beziehungen, wie die secundäre Leibeshöhle der Decapoden (Fig. 313 und 314). Es besteht nämlich jederseits aus 3 zusammenmündenden Kanälen, von denen der eine sich in den Nierensack öffnet, der zweite um die Pericardialdrüse (Kiemenherzanhang) herum sich zu einer flaschenförmigen Kapsel erweitert und der dritte zu der Geschlechtsdrüse verläuft, um sich in ihre Wand fortzusetzen. Insofern als bei den Octopoden sogar das Herz aus der zum „Wasserkanalsystem" reducirten, secundären Leibeshöhle ausgeschlossen ist, geht diese Reduction hier unter allen Mollusken am weitesten, denn bei allen anderen Mollusken bleibt doch mindestens noch das Herz in einen Theil der secundären Leibeshöhle, in das Pericard, eingeschlossen.

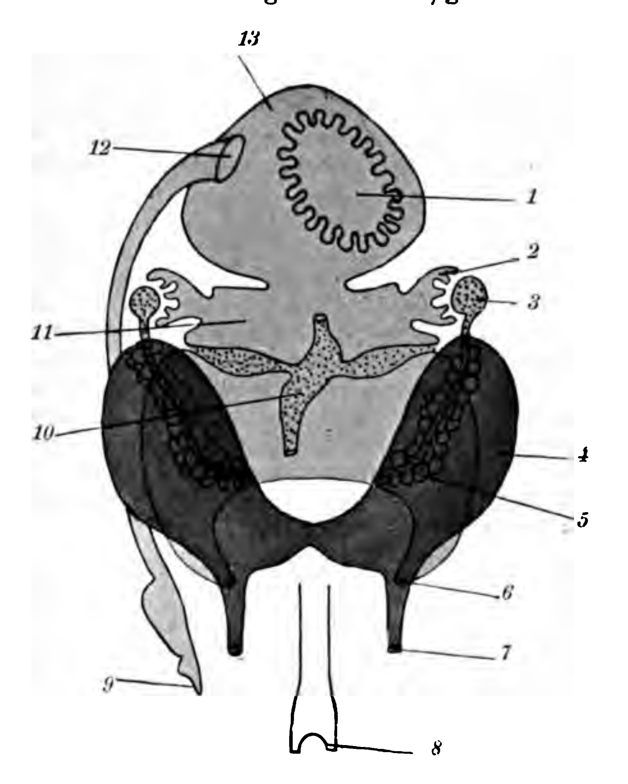



Fig. 313. **Schema des Coeloms, der Nieren und Genitalorgane von Sepia,** Weibchen, von hinten, nach ZIEGLER, 1898 (Coelomfrage). Schematisirt nach Abbildungen von GROBBEN, 1884. *1* Ovarium, *2* Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), *3* Kiemenherz, *4* Niere, *5* Venenanhänge, *6* Mündung der Niere ins Pericard, *7* äussere Nierenöffnung, *8* Anus, *9* äussere Mündung des Oviducts, *10* Herzkammer, *11* Pericard, *12* Mündung des Oviducts in die Gonadenhöhle *13*.

Bei den Lamellibranchiern und Gastropoden (siehe die Anmerkung p. 339) erhält sich, abgesehen von der Geschlechtsdrüse, von der secundären Leibeshöhle nur noch das Pericard. Pericard und Gonaden sind aber vollständig von einander getrennt. Im Pericard liegt bei den Muscheln ausser dem Herzen noch ein Theil des dieses durchbohrenden Enddarmes, bei den Gastropoden (abgesehen von denjenigen Diotocardiern, bei denen der Enddarm das Herz durchbohrt) nur das Herz. Selten (z. B. Phyllirhoë) liegt auch der Vorhof nicht mehr im Pericard.

---

Die Pericardialdrüse ist bei den Mollusken weit verbreitet. Sie ist eine drüsige Differenzirung der Endothelwand des Pericardes und ist vielleicht, wie schon erwähnt, neben der Niere

excretorisch thätig. Sie kommt an sehr verschiedenen Stellen des Pericardes vor, ist aber, wie es scheint überall, von dem Blutgefässsystem, zu dem sie in nahe Beziehungen tritt, abgeschlossen. Secrete oder Excrete, die sie liefert, müssen in das Pericard gerathen und können von hier durch die Niere nach aussen entleert werden.

Unter den Prosobranchiern finden wir bei den rhipidoglossen Diotocardiern die Pericardialdrüse auf dem Vorhofe des Herzens, dessen Wand dendritisch verzweigte Ausstülpungen in die Pericardialhöhle hinein bildet, die vom Pericardialendothel überzogen werden. Bei Neritaceen kommen ausserdem noch Pericarddrüsenbildungen an der Endothelwand des Pericardsackes selbst, sowie am Bulbus arteriosus vor. Wo bei Monotocardiern Pericardialdrüsen vorhanden sind (Littorina, Cyclostoma), finden sie sich an der Wand des Pericardes selbst, ausgenommen bei Valvata, wo sie auf dem Vorhofe liegen. Aehnliche Lappenbildungen finden sich unter den Opisthobranchiern bei Aplysia und Notarchus am Beginne der Aorta, die an der Pericardwand verläuft, bei Pleurobranchus und Pleurobranchaea an der unteren, bei Doridopsis und Phyllidia an der dorsalen Pericardwand. Die seitlichen Furchen des Pericardes von Doris bilden Nischen, die selbst wieder zu Nebennischen ausgebuchtet sind. Diese Oberflächenvergrösserungen des Pericardialepithels sind ebenfalls als Pericardialdrüsen zu betrachten, wie solche auch bei anderen Nudibranchiern (Phidiana z. B.) an der Herzbeutelwand oder am Vorhofe (Tritonia, Aeolis) vorkommen.

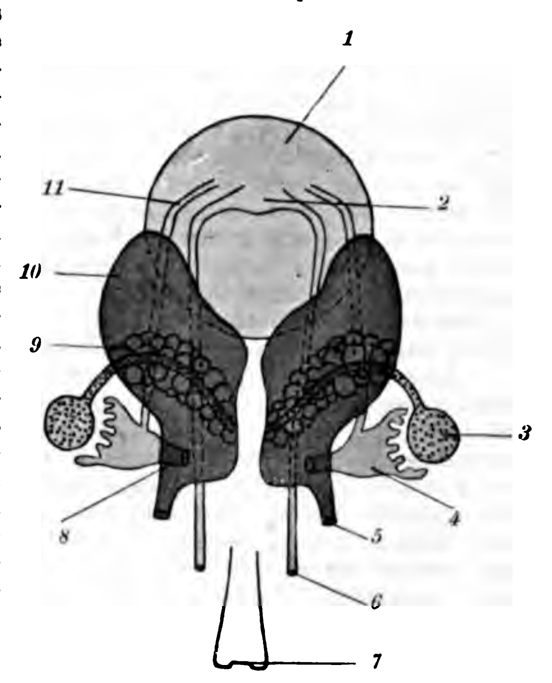



Fig. 314. **Schema des Coeloms, der Nieren und Genitalorgane von Eledone moschata,** Weibchen, von hinten, nach ZIEGLER, 1898 (Coelomfrage). Construirt nach Abbildungen von GROBBEN, 1884. *1* Gonadenhöhle, *2* Mündung der Oviducte in die Gonadenhöhle, *3* Kiemenherz, *4* Kiemenherzanhang, *5* äussere Nierenöffnung, *6* äussere Mündung des Oviducts, *7* Anus, *8* Oeffnung der Niere ins Pericard, *9* Venenanhänge, *10* Niere, *11* Wasserkanal.

Unter den Lamellibranchiern sind Pericardialdrüsen viel weiter verbreitet als unter den Gastropoden, doch fehlen sie gerade vielen der ursprünglichsten Formen (Nucula, Anomia, dagegen besitzt Solemya eine Pericardialdrüse auf den Vorhöfen). Die gewöhnlich rostroth gefärbte Drüse tritt in zwei Formen auf. Sie besteht entweder aus drüsigen Vorstülpungen der Endothelwand der Vorhöfe in die Pericardialhöhle hinein oder aus Drüsenschläuchen, die sich aus den vorderen

Winkeln des Pericardes in den Mantel hinausstülpen (KEBER's Organ, rothbraunes Organ). Die erstere Form findet sich in besonders starker Entwickelung bei Mytilus, Lithodomus und Saxicava, verschieden stark entwickelt bei Dreissensia, Unio, Anodonta, Venus, Cardium, Scrobicularia, Solen, Pholas, Teredo, mehr oder weniger rudimentär bei Pecten, Spondylus, Lima, Ostrea. Die zweite Form ist beobachtet bei Unio, Anodonta, Venus, Cardium, Tridacna, Scrobicularia, Solen, Pholas, Montacuta, Dreissensia. Ausserdem kommen Pericardialdrüsen ganz vereinzelt auch noch an anderen Stellen des Pericards vor, so bei Meleagrina als vorspringende Krausen im hinteren Grunde des Pericardes, bei Chama an der Herzkammer etc.

Die Pericardialdrüse der Cephalopoden ist der sogenannte Kiemenherzanhang. Es ist dies ein vom Peritonealendothel überzogenes Anhangsgebilde der Kiemenherzen, welches in die Visceropericardialhöhle oder bei den Octopoden in einen flaschenförmig erweiterten Theil des (als Abschnitt der secundären Leibeshöhle erkannten) Wasserkanalsystems hineinragt. Bei Sepia ist dieser Anhang kegelförmig. Eine tiefe Spalte an seiner in die Visceropericardialhöhle vorragenden Oberfläche führt in ein reich verzweigtes Kanalsystem, dessen Drüsenepithel eine Fortsetzung des Peritonealepithels ist. Zwischen dieses Kanalsystem dringen vom Kiemenherzen her Bluträume hinein. Die Pericardialdrüse zeigt bei anderen Cephalopoden Variationen in Bau und Form, auf die hier nicht eingetreten werden kann. Nautilus besitzt 2 Paar Pericardialdrüsen, was wieder damit zusammenhängt, das Nautilus mit 2 Paar Kiemen auch 2 Paar zuführende Gefässe und an den den Kiemenherzen entsprechenden Stellen eben auch 2 Paar Pericardialdrüsen besitzt.

Neuerdings wird auf Grund experimenteller Untersuchungen behauptet, dass die Pericardialdrüsen der Gastropoden ihrer Function nach keine Excretionsorgane seien, sich zum mindesten nicht mit den Pericardialdrüsen der Lamellibranchier und dem Kiemenherzanhang der Cephalopoden, für die eine excretorische Thätigkeit sicher festgestellt ist, vergleichen lassen. Dafür besitzen die Gastropoden gleich wie die Amphineuren und Scaphopoden im Bindegewebe des Körpers zerstreute, excretorisch thätige Zellen. Man hat sich die Entwickelung dieser extranephridialen Excretionsorgane bei den Mollusken vielleicht so vorzustellen, dass zunächst die excretorisch thätigen Bindegewebszellen zerstreut im Körper auftraten (Verhalten der Amphineuren, Gastropoden, Scaphopoden), dass sie sich dann bei den Lamellibranchiern in der Nähe des Herzens localisirten und zur Bildung der Pericardialdrüsen Veranlassung gaben; bei den Cephalopoden aber hätten sie sich an der Wand der Kiemenherzen und der Kiemenherzanhänge zusammengelagert. Bei den Lamellibranchiern zeigt Pecten maximus noch den Uebergang, insofern hier noch im Bindegewebe zerstreute Excretionszellen sich finden, die sich aber schon in der Wand der Vorhöfe des Herzens stark anhäufen.

## XIX. Die Nephridien.

(Niere, BOJANUS' Organ.)

Die zur Excretion dienenden Organe sind durch den ganzen Stamm der Mollusken hindurch homolog.

Sie bestehen typisch aus 2 symmetrischen Säcken, welche sich einerseits durch die beiden äusseren Nieren-

öffnungen in die Mantelhöhle (also nach aussen) öffnen, andererseits durch 2 innere Nierenöffnungen (Nierentrichter, Wimpertrichter) mit dem Pericard (also der secundären Leibeshöhle) in Verbindung stehen. Die Nephridien liegen immer in der Nähe des Pericardes. Ihre Wand wird reich vascularisirt, ja es strömt ein grosser Theil des aus dem Körper zurückkehrenden venösen Blutes durch die Nierenwandungen, wo er die Excrete abgiebt, bevor er in die Athmungsorgane eintritt. Die Nierenwandungen werden ausschliesslich vom venösen Blute durchströmt.

Die Nephridien erhalten sich paarig bei allen symmetrischen Mollusken und auch noch bei den ältesten Gastropoden, den Diotocardiern, die ja zum grössten Theile auch noch paarige Kiemen und einen doppelten Vorhof des Herzens besitzen.

Bei allen übrigen Gastropoden erhält sich mit dem ursprünglich rechten (bei den Prosobranchiern links liegenden) Ctenidium und dem entsprechenden Herzvorhof nur eine, die entsprechende, ursprünglich rechte Niere, d. h. die linke der Diotocardier.

Nautilus, mit 4 Kiemen und 4 Vorhöfen des Herzens, hat 4 Nieren, von denen aber nur 2 ursprünglich mit der Visceropericardialhöhle communicirt haben; freilich sind auch diese Verbindungen beim heutigen Nautilus aufgehoben, indem die Nierentrichter sich nicht mehr in die Nieren, sondern direct nach aussen (in die Mantelhöhle) öffnen.

Aehnliche Beziehungen zwischen Nephridial- und Genitalsystem, wie bei den Würmern, existiren bei den Solenogastriden, wo die Nephridien als Ausführungsgänge der Geschlechtsproducte functioniren, welche letztere aus der Zwitterdrüse (Genitalkammer der secundären Leibeshöhle) in das Pericard übertreten.

Auch noch bei einigen Lamellibranchiern, Diotocardiern und den Scaphopoden existiren Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen und Nephridien, indem die Geschlechtsdrüsen in die Nephridien münden, so dass ein kürzerer oder längerer Abschnitt dieser letzteren nicht nur als Niere resp. Harnleiter, sondern auch als Ausführungsgang der Geschlechtsproducte functionirt. Bei allen übrigen Mollusken haben sich die Geschlechtswege vollständig von den Harnwegen emancipirt.

Ausser den Nephridien kommen jedoch für die Excretion noch in Betracht: die Pericardialdrüsen und (speciell bei Pulmonaten und Opisthobranchiern nachgewiesen) ein Theil der Leberzellen, sowie bei den Amphineuren, Scaphopoden und Gastropoden grosse, im Bindegewebe des Körpers zerstreute, zellige Elemente (LEYDIG'sche Zellen, Plasmazellen). Siehe auch Abschnitt Leibeshöhle (Pericardialdrüsen).

A. Amphineura. Die Nieren der Solenogastriden und Chitoniden sind sehr abweichend gebaut.

1) Bei den Solenogastriden entspringen aus dem Pericard 2 Kanäle, welche, den Enddarm umfassend, zunächst nach vorn verlaufen, dann umbiegen und nach hinten gegen die Kloake sich wenden; bevor sie in diese einmünden, vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen Endstücke; nur bei Chaetoderma münden beide getrennt ein. Der nach hinten gerichtete Abschnitt ist mit Drüsenepithel ausgekleidet (Fig. 315, 316, 294). Diese Kanäle fungiren sicher als Leitungswege der Ge-

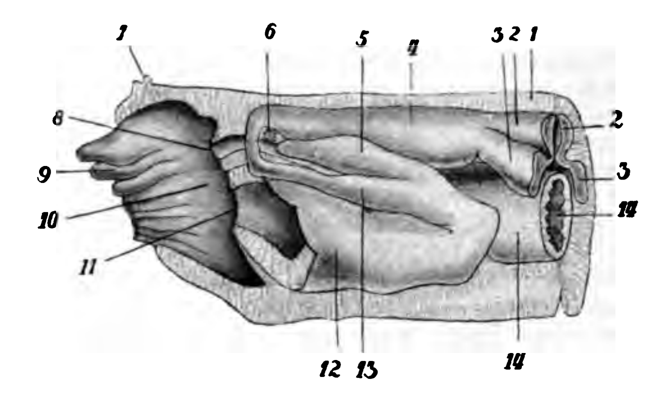



Fig. 315. **Paramenia impexa.** Hinteres Leibesende; von der rechten Seite ist das Integument wegpräparirt gedacht, ebenso ein Stück der Wandung des rechten Nephridiums, schematisch, nach PRUVOT, 1891. *1* Integument, *2* Ovarialtheil der Zwitterdrüse, *3* Hodentheil der Zwitterdrüse, nahe der Stelle, wo letztere in das Pericard *4* einmündet, *5* Drüsenanhang des rechten Nephridiums, *6* dorsale Commissur der Pleurovisceralstränge, *7* als Sinnesknospe gedeutetes Organ, *8* Mündung des Enddarmes in die Kloake, *9* Kieme, *10* Kloake, *11* Mündung der Nephridien in die Kloake, *12* unterer Theil des Nephridiums, *13* oberer Theil des rechten Nephridiums, welcher oben in das Pericard mündet, *14* Enddarm.

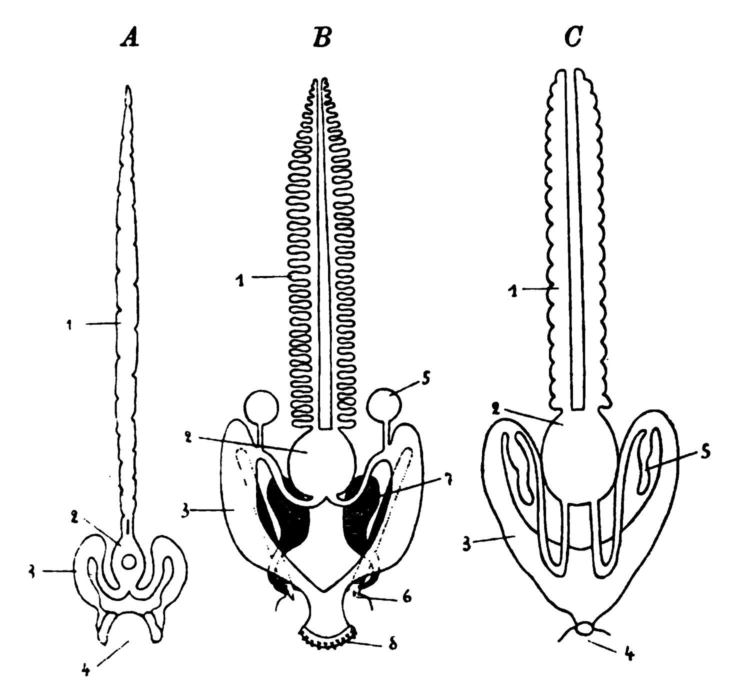



Fig. 316. **Schemata der Geschlechtsorgane und Kloakengänge verschiedener Solenogastres,** nach WIRÉN, 1893. *A* von **Chaetoderma nitidulum,** *B* von **Neomenia carinata,** *C* von **Rhopalomenia (Proneomenia) acuminata.** *1* Gonade, *2* Pericard, *3* Kloakengang (Nephridium), *4* Kloake, *5* Receptaculum seminis, *6* „strangförmiges" Organ, *7* Drüse des strangförmigen Organes, *8* Begattungsorgan.

schlechtsproducte. Ebenso sicher entsprechen sie morphologisch den Nieren der übrigen Mollusken, wenn auch ihre excretorische Thätigkeit bis jetzt nicht bestimmt nachgewiesen ist.

In diese Geschlechtsnieren- oder Kloakengänge, wie sie auch genannt werden, münden häufig Anhangsgebilde, gewöhnlich in der Gegend der Umbiegungsstelle, die verschiedene Deutung erfahren haben (namentlich als Receptacula seminis). Der Endabschnitt wird meist als Schalendrüse aufgefasst. Bei Neomenia sind besondere Copulations- und Reizorgane beschrieben worden. Es kann hier jedoch auf diese Verhältnisse, die je nach den einzelnen Formen sehr wechseln und zum Theil noch nicht genügend abgeklärt erscheinen, nicht weiter eingetreten werden.

Als Excretionsorgan wird bei den Solenogastres auch eine in der Nähe der Kloake gelegene Drüse, die Präanaldrüse, angesehen.

2) Bei den Chitoniden fungiren die stark entwickelten, paarigen Nephridien ausschliesslich als Excretionsorgane. Häufig ist der Bau folgender:

Jedes Nephridium (Fig. 317 und 293) besteht aus einem weiten Kanal von lang Y-förmiger Gestalt. Die beiden genäherten Schenkel des Y sind nach hinten, der dritte nach vorn gerichtet. Beide Nieren-Y durchziehen in der Längsrichtung jederseits den Körper in seiner grössten Länge. Der eine der beiden genäherten Schenkel mündet im hinteren Theil der Mantelfurche nach aussen, der andere in das ebenfalls im hinteren Körpertheil gelegene Pericard. So sind äussere Oeffnung und Pericardöffnung der Niere einander genähert. In der Gegend, wo der nach aussen mündende, gewöhnlich kurze Gang (Ureter) abgeht, zeigt das Nephridium eine sackförmige Erweiterung (Nierensack). Der dritte

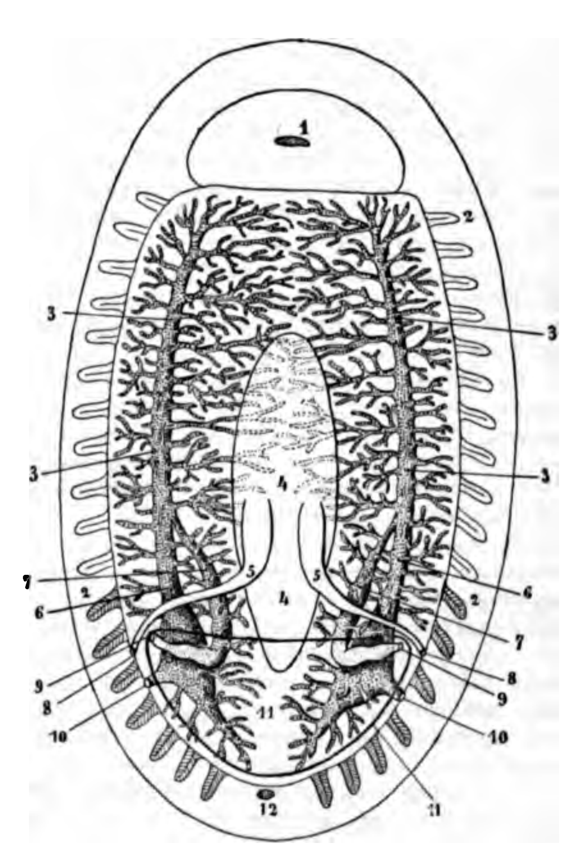



Fig. 317. **Nephridial- und Genitalsystem von Chiton**, schematisirt, von oben, nach Figuren und Angaben verschiedener Autoren combinirt. *1* Mund, *2* Kiemen *3* nach vorn verlaufender, unpaarer Schenkel des Nephridiums mit seinen seitlichen Verzweigungen, *4* Gonade, *5* Ausführungsgänge der Gonade, *6* zur äusseren Oeffnung (*10*) verlaufender Schenkel des Nephridiums, *7* zur Renopericardialöffnung (*9*) verlaufender Schenkel des Nephridiums, *8* Genitalöffnungen, *9* Renopericardialtrichter, *10* Nephridialöffnung, *11* Pericard, nur durch eine Contourlinie angedeutet, *12* Anus.

Schenkel ist ein vorn blind endigender Kanal. In alle drei Schenkel der Niere münden secundäre Läppchen und gelappte Kanälchen, die besonders am vorderen Schenkel zahlreich sind. Das bewimperte cubische Epithel der Niere ist in den Schenkeln, wie in den Lappen dasselbe. Nur am ausführenden Schenkel der Niere, sowie an dem in das Pericard führenden Gange findet sich ein histologisch differenter Endabschnitt.

Vorstehendes Schema gilt aber nur für einen Theil der Chitoniden und zwar für höher entwickelte Formen. Bei manchen merobranchialen Arten sind die Nieren wie die Kiemen auf den hinteren Körperabschnitt beschränkt. In anderen Fällen geht der innere Schenkel des Y, der Renopericardialgang, weit nach vorn, so dass wir schliesslich statt der Y-förmigen eine V-förmige Gestalt erhalten, wobei die Spitze des V nach vorn gerichtet ist. Endlich finden sich bei manchen höher differenzirten Arten ausser den genannten Hauptkanälen oder Schenkeln jederseits noch zwei, die vom Nierensacke aus in den Fuss abgehen, einer nach vorn, einer nach hinten (mediale oder Fussnierenschläuche, Fig. 293).

Nach einer vor kurzem geäusserten Ansicht hätten wir uns diese verschiedenen Formen der Chitonnephridien in folgender Reihenfolge als Entwickelungsstadien zu denken: Die kurze, auf den hinteren Körperabschnitt beschränkte Niere bildet den Ausgangspunkt; sie kommt noch bei einigen Arten mit wenig Kiemen vor. Mit der Zunahme der Kiemen dehnt sich auch die Niere nach vorn bis zum Zwerchfell aus (holobranchiale Arten); die Form des Nephridiums ist ursprünglich eine V-förmige; dann verkürzt sich der eine, ins Pericard mündende Schenkel (Renopericardialgang) gegenüber dem anderen, nach aussen sich öffnenden Schenkel (Hauptnierengang, gleich vorderem und äusserem Schenkel des Y), und wir bekommen die eingangs geschilderte Form des Nephridiums. Vom Hauptnierengang können schliesslich noch mediale Nierenschläuche in den Fuss auswachsen.

Es sind auch einige wenige Beispiele bekannt, darunter Nuttalochiton hyadesi, bei denen die Niere sehr einfach gebaut ist, sackförmig, mit wenigen Divertikeln, mit kurzem Renopericardial- und Ureterabschnitt. Obwohl nun Nuttalochiton in vielen Beziehungen Züge primitiver Organisation aufweist, scheint es doch fraglich, ob gerade die Niere hier ursprünglichen Charakter zeigt.

B. Gastropoda. 1) Prosobranchia. Ueber das Nephridialsystem der prosobranchiaten Gastropoden liegt eine ausgedehnte Litteratur vor, deren Angaben zum Theil sehr widersprechend und in der morphologischen Deutung der einzelnen Fälle stark von einander abweichend sind. Wir wollen zunächst diejenige Ansicht in den Hauptzügen wiedergeben, die gegenwärtig nicht nur als die am besten begründete gelten kann, sondern die sich auch am einfachsten zu den allgemeinen Anschauungen über die Torsion, resp. Detorsion und Asymmetrie des Gastropodenkörpers in Beziehung setzen lässt.

Wir gehen aus von einer Grundform, deren Nephridialsystem ganz dem Schema entspricht, das wir oben als allgemein gültig für die Mollusken hingestellt haben. Diese Grundform besitzt ein Paar symmetrisch gelagerter Nephridien, von denen das eine rechts, das andere links vom Enddarm nach aussen, d. h. in die Mantelhöhle mündet. Die Mantelhöhle selbst mit dem ganzen Pallialcomplex ist in Folge der Torsion um 180° von der ursprünglichen Position hinten am Körper nach vorn verlagert worden. Jedes der beiden Nephridien steht andererseits auch durch eine innere Oeffnung mit dem Pericard, d. h. der secundären

Leibeshöhle in Verbindung; in die Nephridien mündet ferner jederseits die symmetrisch gelagerte, vermuthlich paarige Gonade, so dass also ein Theil der Nieren nicht nur als Harnleiter, sondern auch als Leitungsweg für die Geschlechtsproducte functionirt (Fig. 318).

Von diesem Schema weichen aber die jetzt lebenden Diotocardier mehr oder weniger stark ab, indem die Symmetrie der beiden Nephridien verloren geht, häufig in der Weise, dass das eine, das auf der linken Seite gelegene, gegenüber dem anderen reducirt erscheint, und ferner dadurch, dass nur noch die rechte Niere als Geschlechtsweg benützt wird. Was die Verbindung mit dem Pericard anbetrifft, so muss auf die nachher zu besprechenden einzelnen Fälle verwiesen werden. Im Allgemeinen scheinen sich (mit Ausnahme der Fissurelliden) beide Renopericardialgänge erhalten zu haben. Alsdann kommen wir zu den Formen, die nur noch ein Nephridium besitzen: Neritaceen unter den Diotocardiern, Monotocardier, Opisthobranchier und Pulmonaten. Das eine erhaltene Nephridium, das stets mit einem Renopericardialgang versehen ist und gewöhnlich links vom Enddarm ausmündet, ist das linke der Diotocardier, speciell von Haliotis, Trochus etc., also das ursprünglich (vor der Torsion) rechte.

Alle Gastropoden mit nur einem Nephridium besitzen eigene Ausführungswege für die Geschlechtsproducte; es liegt nun die Annahme ohne weiteres nahe, dass die rechte Niere der Diotocardier sich zum Theil wenigstens als Geschlechtsweg erhalten habe. In der That mündet auch bei den Monotocardiern der Geschlechtsgang allgemein rechts vom Enddarm nach aussen, und die Geschlechtsöffnung besitzt hier die gleiche Lage zum Anus wie die rechte Nierenöffnung der Diotocardier. Auszunehmen sind jene Fälle, wo sich die Geschlechtsöffnung in Folge der Ausbildung eines Begattungsorganes im männlichen Geschlecht verlagert hat.

Diese Auffassung, dass sich bei den höheren Gastropoden die linke, ursprünglich rechte Niere erhält, steht in bester Uebereinstimmung mit den bereits erwähnten Thatsachen, wonach bei denselben Formen von den übrigen Organen des pallialen Complexes (Kiemen, Vorhöfe des Herzens etc.) die bei den Diotocardiern auf der rechten Seite liegende Hälfte verschwindet.

Ihre Hauptstütze findet sie ausser in den oben angeführten vergleichend-anatomischen Beweisgründen, namentlich in den ontogenetischen Befunden. Es zeigt sich, dass bei gewissen Monotocardiern (Paludina), embryonal 2 Nieren auftreten, die rechts und links vom Enddarm liegen. Von diesen erhält sich aber nur die eine, nämlich die, welche zuerst rechts vom Enddarm liegt. Dieses Embryonalstadium repräsentirt nun ein solches, auf dem die Torsion noch nicht eingetreten ist. Diese Niere ist also, wörtlich genommen, eine „ursprünglich rechte“; in der That kommt sie nach erfolgter Torsion links vom Enddarm zu liegen und wird zur bleibenden Niere. Sie ist in Folge dessen homolog der posttorsional linken Niere der Diotocardier. Bei den meisten Monotocardiern und euthyneuren Gastropoden tritt aber von Anfang an nur ein Nephridium auf, das vor der Torsion des Embryos rechts, nach derselben links vom Anus ausmündet. Bei linksgewundenen Formen sind die Verhältnisse natürlich gerade umgekehrt. Wie wir bei Betrachtung der Entwickelung von Paludina sehen werden, spricht auch alles dafür, dass der Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse in der That einem Theil der ursprünglich linken, im Uebrigen sich zurückbildenden Niere entspricht. Im Einzelnen finden wir folgende Verhältnisse:

a) Diotocardia. Es soll unter den bis jetzt bekannten, ältesten Formen, die noch 2 Kiemen, 2 Vorhöfe des Herzens u. s. w. besitzen, eine vorhanden sein, deren Urogenitalsystem ganz der Grundform entspricht, die wir als Ausgang für die Prosobranchier oben dargestellt haben. Diese Form ist Cemoria (Puncturella), nahe verwandt mit Fissurella. Wir finden also paarige und symmetrische Nephridien, rechts und links vom Anus ausmündend, ein jedes mit dem Pericard in Verbindung durch einen Nierentrichter; in jedes dieser Nephridien mündet auch die entsprechende Hälfte der hier ebenfalls paarigen und symmetrischen Gonade (Fig. 318). Wir geben diese Darstellung deswegen nur mit Vorbehalt, weil nach anderen Angaben nicht nur bei den nächsten Verwandten dieser Cemoria, wie Fissurella, Emarginula etc., sondern auch bei dieser Gattung selbst keine solchen ursprünglichen Verhältnisse mehr vorliegen, sondern bereits Abänderungen vom Schema, wie wir sie gleich schildern werden.




Fig. 318. **Ursprüngliches Verhalten des Geschlechts- und Nierensystems bei den Gastropoden** (vielleicht für **Cemoria noachina** [Fissurellidae] zutreffend), nach HALLER, 1894. *1* Nierenpapille mit äusserer Nierenöffnung, *2* rechtes Nephridium, *3* rechtes Ovarium, *4* linkes Ovarium, *5* linkes Nephridium, *6* Nierentrichter mit Renopericardialöffnung.

Bei Fissurella und Verwandten kommen nämlich wohl noch zwei als Excretionsorgane fungirende Nephridien vor, die rechts und links vom After in die Mantelhöhle ausmünden, aber das linke Nephridium ist sehr reducirt und communicirt nicht mehr mit dem Pericard, während die rechte, stark entwickelte Niere ihre Lappen überall in die Lücken zwischen den Leberlappen, dem Darme und den Geschlechtsorganen hineinschickt. Die unpaare Geschlechtsdrüse mündet nicht direct in die Mantelhöhle, sondern durch Vermittelung der rechten Niere. Die diese Formen betreffenden Angaben sind ziemlich übereinstimmend; nur die Communication mit dem Pericard wird von einer Seite für beide Nieren, auch für die rechte, geleugnet.

Auch bei Haliotis, Turbo und Trochus sind noch beide Nephridien vorhanden. Aber das linke Nephridium hat seine excretorische Bedeutung fast ganz verloren, steht aber immer noch sowohl mit dem Pericard, als mit der Mantelhöhle in Communication. Es wird als Papillensack bezeichnet, da seine Wand in Form zahlreicher grosser Papillen in seinen Binnenraum vorspringt. Die Blutlacunen, welche von aussen in die Papillen eindringen, communiciren direct mit den Vorhöfen des Herzens, werden also von arteriellem Blut durchströmt. In diesen Lacunen der Papillen werden Krystalloide (Eiweisskrystalloide?) abgelagert. Man hat die Ansicht geäussert, dass dieser Papillensack

dazu diene, Reservenahrungsstoffe (in Form der eben erwähnten Krystalloide) aufzuspeichern und bei Bedürfniss dem Blute zuzuführen. Nach anderer Ansicht ist er ein phagocytäres Organ; immerhin ist auch für diesen Papillensack noch eine gewisse excretorische Thätigkeit nachgewiesen, die sich aber von derjenigen der rechten Niere unterscheidet und eher mit derjenigen der Pericardialdrüsen etc. übereinstimmt.

Das rechte Nephridium ist ausschliesslich excretorisch thätig. Es ist in zwei hintereinander liegende Lappen mit weiter Communicationsöffnung getrennt, von denen der vordere unter dem Boden der Mantelhöhle liegt und diesen gegen die Mantelhöhle zu vorwulstet. Auf einem Theil seiner Wandung erhebt sich ein in die Höhle des Nephridialsackes vorragendes, von excretorischem Epithel überzogenes, schwammiges Maschennetz. Die Maschen werden durchsetzt von einem System eigenwandiger Gefässe. Fast alles venöse Körperblut durchströmt, bevor es zu den Kiemen gelangt, dieses in den Nierenwandungen entwickelte Gefässsystem. Die Geschlechtsproducte gelangen sowohl bei Haliotis, wie Turbo und Trochus durch die rechte Niere nach aussen.

Dieser Darstellung des Nephridialsystems von Haliotis, Trochus und Turbo, die verschiedentlich in neuerer Zeit bekräftigt worden ist, steht eine andere gegenüber, die wir deswegen erwähnen, weil sie eine andere Auffassung in Bezug auf die Niere der höheren Prosobranchier zur Folge hat. Danach haben Haliotis, Turbo und Trochus nur eine Niere, und zwar die rechte; ihr Ausführungsgang ist der erwähnte Papillensack, die linke Niere der anderen Autoren. Die Mündung der rechten Niere liegt demnach links vom Enddarm; nun würde sich nach dieser Auffassung bei allen höheren Formen die ganze Niere auf die linke Seite verschieben, so dass also die einzige Niere der Monotocardier, die in der That links vom Enddarm liegt, doch der rechten Niere der Diotocardier entsprechen soll. Nach der gleichen Quelle mündet die Geschlechtsdrüse bei Haliotis und den Trochiden durch einen eigenen Gang in die Mantelhöhle. Wir werden auf diese Auffassung nicht mehr zurückkommen, da ihrer wichtigsten Begründung, dass nämlich bei den genannten Formen nur eine Niere vorkommen soll, zu viele gegentheilige Angaben entgegenstehen.

Was die Verbindung der rechten Niere mit dem Pericard anbetrifft, so lauten die Angaben äusserst widersprechend; nach den neuesten Beobachtungen ist ein solcher Renopericardialgang vorhanden, so dass also danach beide Nieren mit dem Pericard communiciren.

Die Neritidae besitzen nur ein Nephridium, das rechts vom Herzen gelegen ist, aber links vom Enddarm auf einer kleinen Papille in die Mantelhöhle ausmündet. Der Enddarm verläuft unter oder über der Niere, die eine sackförmige Gestalt hat und aus einem einzigen compacten Lappen besteht. Der Renopericardialgang ist sehr stark entwickelt. Die Geschlechtsdrüse besitzt einen eigenen Ausführungsgang.

Bei den Docoglossen (Acmaea, Patella) sind im Allgemeinen noch beide Nephridien vorhanden, und beide functioniren als Excretionsorgane. Sonst aber sind die Verhältnisse ähnlich wie bei Fissurella: die rechte Niere ist viel grösser als die linke; sie allein leitet auch die Geschlechtsproducte. Die Verbindung zwischen Geschlechtsdrüse und Nephridium ist jedoch bei Patella nur eine temporäre. Bei Patella (so wenigstens bei einzelnen Arten [P. vulgata und coerulea] sicher gestellt), communiciren beide Nieren mit dem Pericard; auch bei den übrigen Docoglossen scheint in den meisten Fällen das gleiche Verhalten vorzukommen. Die beiden äusseren Nierenöffnungen liegen zu beiden Seiten des Afters,

beide Nieren finden sich aber auf der rechten Seite des Pericards. Die rechte Niere hat bei Patella ein schwammiges inneres Gefüge, die linke hingegen besitzt einen einheitlichen Hohlraum, in welchen von der Wand Falten vorragen. Das Balkennetz der rechten Niere wird von einem gegen den Hohlraum der Niere vollständig abgeschlossenen, nicht eigenwandigen Lacunensystem durchzogen, welches das venöse Körperblut durchströmt, bevor es in die Kiemen eintritt. Das Lacunensystem der linken Niere hingegen steht mit dem Vorhof des Herzens in directer Verbindung. Es kann vorkommen, so z. B. bei Acmaea fragilis, dass das reducirte linke Nephridium ganz verschwindet und dafür dann das rechte ungemein stark sich entwickelt.

Bilden die Beziehungen zwischen Nieren und Pericard, wie zur Genüge ersichtlich, bei den Diotocardiern im Allgemeinen ein sehr strittiges Kapitel, so waren diese Verhältnisse bei Patella speciell Gegenstand lebhafter Discussion. Nachdem schon längst für beide Nephridien von Patella das Vorkommen einer Renopericardialverbindung behauptet, nachher aber eine solche nur für das rechte Nephridium zugegeben und schliesslich gar für beide abgestritten worden war, ist neulich für Patella vulgata und coerulea mit Sicherheit die Existenz eines Nierentrichters sowohl für das rechte wie das linke Nephridium dargethan worden.

b) Monotocardia. Die Monotocardia haben nur ein einziges, als Excretionsorgan fungirendes Nephridium. Es liegt als eine Tasche unmittelbar hinter der Mantelhöhle auf der rechten Seite des Pericards, unmittelbar unter der Haut. Meist befindet es sich auf der linken Seite des Enddarmes. Seltener (Cassidaria, Tritoniidae) wird die Niere vom Rectum durchbohrt, oder es verläuft das Rectum unter der Niere nach vorn. Immer aber finden wir die spaltförmige Mantelöffnung der Niere auf der linken Seite des Enddarmes, ganz im Grunde der Mantelhöhle. Diese Lage der Niere und besonders ihrer äusseren Oeffnung hat zu der Annahme geführt, dass die Niere der Monotocardier der linken Niere der Diotocardier entspreche, eine Annahme, die, wie wir gesehen haben, durch die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen aufs nachdrücklichste gestützt wird.

Die Niere steht überall durch einen Kanal (Renopericardialkanal) mit dem Herzbeutel in Verbindung.

Auf den seitlichen Wänden des Nierensackes erheben sich in das Innere vorspringende, vom Drüsenepithel der Niere ausgekleidete Lamellen oder Trabekeln. Diese sind besonders bei Süsswasserprosobranchiern (mit Ausnahme von Cyclostoma und Valvata) stark entwickelt, durchsetzen die ganze Niere und verleihen ihr ein schwammiges Gefüge. Ueberall durchströmt das venöse Körperblut, sei es in besonderen Gefässen, sei es in Lacunen, den Drüsentheil der Niere, bevor es zu den Kiemen geht. Aber eine offene Communication mit der Nierenhöhle kommt nirgends vor.

Bei den Taenioglossa proboscidifera zerfällt die Niere in 2 Lappen von gleicher Structur. Bei Natica, Cypraea bekommen die beiden Lappen schon eine verschiedene Structur, und innerhalb der Stenoglossa accentuirt sich diese Verschiedenheit immer mehr in einer hier nicht näher zu besprechenden Weise.

Paludina und Valvata sind dadurch ausgezeichnet, dass die Niere nicht im hinteren Grunde der Mantelhöhle ausmündet, sondern sich vielmehr in einen am Mantel nach vorn verlaufenden Harnleiter (Ureter) fortsetzt, dessen Oeffnung am Mantelrande liegt.

Gegenüber der oben mitgetheilten Auffassung, dass die einzige Niere der Monotocardier der linken Niere der Diotocardier entspreche, ist eine ganz andere Ansicht geltend gemacht worden, die allerdings, nachdem jetzt die Entwickelungsgeschichte zu Gunsten der ersteren Auffassung entschieden hat, kaum mehr zu halten sein wird; immerhin wollen wir die Beweisführung für diese andere Anschauung kurz darlegen. Es wird darauf aufmerksam gemacht, dass die linke Niere bei den Diotocardiern immer die kleinere ist, dass sie bei Patella auf die rechte Seite des Pericards gerückt ist, dass sie bei Haliotis, Turbo und Trochus nicht excretorisch thätig ist (Papillensack). Bei Haliotis, Turbo, Trochus und Patella steht das in der Wand der linken Niere entwickelte Lacunensystem direct mit den Vorhöfen in Communication.

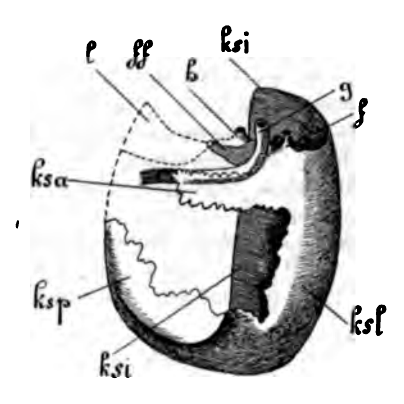



Fig. 319. **Schematische Darstellung der beiden Nephridien von Patella,** nach LANKESTER, Encycl. brit. *ksa* Vorderer, oberer Lappen der grossen rechten Niere *ksl, ksi* unterer, subvisceraler Lappen derselben, *ksp* hinterer Lappen derselben, *ff* subanaler Tractus des grossen, rechten Nephridiums, *g* Analpapille mit dem zu ihr verlaufenden Rectum. *h* Papille mit Oeffnung des linken, nicht gezeichneten Nephridiums, *f* idem des rechten, *l* Pericard, durch eine punktirte Contourlinie angedeutet, rechts die renopericardiale Oeffnung des rechten Nephridiums, die des linken ist nicht dargestellt.

Nun existirt bei den meisten Monotocardiern ein differenter Abschnitt der Niere, welcher als Nephridialdrüse bezeichnet worden ist. Er besteht aus dem an das Pericard angrenzenden Theil der Niere und stellt ein Organ dar, an dem zwei Haupttheile zu unterscheiden sind: 1) Kanäle, die mit wimpernden Epithelzellen ausgekleidet sind und die in die Niere ausmünden. Sie stellen also nur Ausstülpungen der Nierenwand dar, welche in das Organ eindringen; ihr Epithel ist eine Fortsetzung des Nierenepithels. 2) Zwischen diesen Kanälen ist das Organ angefüllt von Bindegewebszellen und Muskeln und enthält Blutlacunen, besonders eine grosse, welche direct mit dem Vorhof in Verbindung steht. Dieser letztere Theil des Organes spielt vielleicht die Rolle einer Blutdrüse.

Vergleicht man nun die Nephridialdrüse mit der linken, bei Patella auf die rechte Seite des Pericards gerückten Niere der Diotocardier, so ergiebt sich eine auffallende Uebereinstimmung in den Beziehungen zum Vorhof. Man würde sich bloss vorzustellen haben, dass die Scheidewand zwischen den beiden Nieren von Patella verschwunden sei, und dass die linke Niere ihre äussere Oeffnung verloren habe, um das Verhalten der Niere der Monotocardier zu erhalten. Es würde also die Niere der Monotocardier den beiden Nieren der Diotocardier entsprechen, speciell die Nephridialdrüse dem linken, der übrige Theil der Niere dem rechten Nephridium, die einzige Nierenöffnung der rechten Nierenöffnung der Diotocardier.

Bei Ampullaria würde sich ein Zwischenstadium finden, indem dort die linke (hintere) Niere ihre Mantelöffnung verloren hat, dagegen durch

einen Gang mit der rechten Niere in Verbindung steht, die sich ihrerseits in die Mantelhöhle öffnet.

Wir wollen diese zweite, eben vorgetragene Auffassung nicht weiter discutiren; was hauptsächlich gegen sie und für die andere, zuerst gegebene Anschauung spricht, haben wir bereits betont. Es ist auch darauf aufmerksam zu machen, dass jene Formen, die bei der Auffassung, dass die Niere der Monotocardier die linke der Diotocardier sei, als Uebergangsstadien in Betracht kommen, nämlich die Trochiden, thatsächlich allgemein als die Vorfahren der höheren Prosobranchier angesehen werden, während die Docoglossen (Patella), die nach der anderen Ansicht den Uebergang vermitteln, nach der gesammten Organisation kaum zu den Monotocardiern überleiten.

Es bliebe nun immer noch die Möglichkeit bestehen, dass zwar die einzige Niere der Monotocardier wirklich die linke der Diotocardier ist, aber die rechte Niere der letzteren sich noch als Nephridialdrüse erhalten hat. So weit jedoch bis jetzt die Entwickelungsgeschichte darüber Aufschluss geben konnte, spricht nichts für eine derartige Auffassung. Verschiedene Formen mit Nephridialdrüse zeigen embryonal nur eine einheitliche Nierenanlage. Im Uebrigen sind manche Verhältnisse noch nicht genau abgeklärt; so kommt bei Dolium z. B. eine als Afterniere bezeichnete Drüse vor, die rechts neben dem After mündet und möglicherweise der rechten Niere der Diotocardier entsprechen könnte.

2) **Pulmonata** (Fig. 320). Die Pulmonaten haben nur eine Niere. Sie liegt im Grunde der Mantelhöhle im Mantel zwischen Rectum und

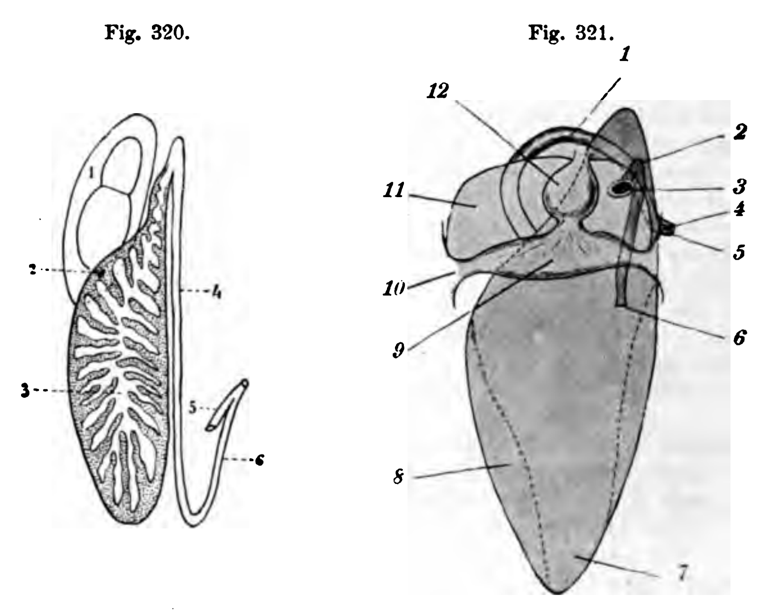



Fig. 320. **Nephridium und Pericard von Daudebardia rufa,** von oben, schematisch, nach PLATE, 1891. *1* Pericard, *2* Renopericardialöffnung (Nierentrichter), *3* Nephridium, *4* primärer Harnleiter, *5* Rectum, *6* secundärer Harnleiter.

Fig. 321. **Nephridium und Herz von Tritonia plebeia,** nach PELSENEER, 1894. *1* Darm, *2* Renopericardialgang, *3* Renopericardialöffnung, *4* äussere Nierenöffnung, *5* Anus, *6* Oeffnung des Renopericardialganges in die Niere, *7* Niere, *8* ventraler, umgeschlagener Lappen der Niere, *9* Vorhof, *10* zum Herzen führender Mantelsinus, *11* Pericard, *12* Herzkammer.

Pericard. Der Nierensack weist den sogenannten parenchymatösen Typus auf, indem das excretorische Epithel von der Wand in zahlreichen Falten oder Lamellen so in die Höhle vorspringt, dass kaum noch ein centraler Raum frei bleibt. Immer communicirt die Niere durch einen wimpernden Kanal (Nierentrichter, Nierenspritze) mit dem Pericard. Die Lagerungsverhältnisse der Niere und die Morphologie des Harnleiters sind schon früher (p. 114) erörtert worden.

3) Opisthobranchia. Tectibranchia. Nur eine Niere ist vorhanden in der zu erwartenden Lage auf der rechten Körperseite zwischen Pericard vorn und Enddarm hinten. Sie gehört dem parenchymatösen Typus an und besitzt einen bewimperten Verbindungskanal mit dem Pericard. Sie mündet an der Kiemenbasis vor dem After aus. Die eine Niere der Opisthobranchier entspricht derjenigen der Monotocardier, d. h. sie ist die linke der Diotocardier. Die Entwickelungsgeschichte hat diese Anschauung vollauf bestätigt. In Folge des Detorsionsprocesses, der sich innerhalb der Abtheilung der opisthobranchiaten Gastropoden geltend macht, rückt sie mit dem gesammten Pallialcomplex auf der rechten Körperseite wieder mehr oder weniger weit von vorn nach hinten, und es kann dann vorkommen, dass, wie z. B. bei Pelta, die äussere Nierenöffnung rechts von dem ganz nach hinten verlagerten After zu liegen kommt, so dass die Lage der allerdings einzigen Nierenöffnung jetzt wieder derjenigen entspricht, welche wir für die Urform der Gastropoden, die noch keine Torsion erlitten hat, supponiren müssen.

Bei den Pteropoden ist die zartwandige Niere nicht parenchymatös, sondern ein einfacher, hohler, mit Epithel ausgekleideter Sack und lässt die Communication mit dem Pericard, dem sie anliegt, nirgends vermissen.

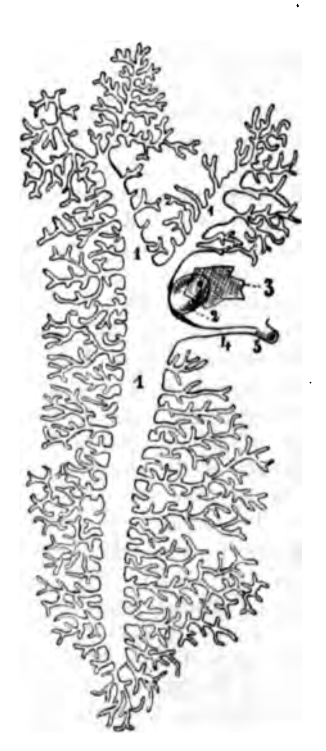


Fig. 322. **Nephridium von Bornella,** nach HANCOCK, 1864. *1* Niere, *2* Verbindungsstück zur Renopericardialöffnung (pyriform vesicle, Nierenspritze), *3* Stück der Pericardwand, *4* Harnleiter, *5* Nephridialöffnung.

Ascoglossa und Nudibranchia (Fig. 321 und 322). Die Formverhältnisse der Niere sind wechselnd. In manchen Fällen stellt sie einen einfachen, unverästelten oder doch mit nur geringfügigen Verzweigungen versehenen Sack dar (Fig. 321). Häufig aber und speciell bei vielen holo- und cladohepatischen Nudibranchiern (Beispiele: Aeolis, Bornella [Fig. 322]) hat die unpaare Niere einige Aehnlichkeit mit der paarigen der Chitoniden. Sie stellt einen ziemlich weiten, die Körperhöhle in grösserer oder geringerer Ausdehnung durchziehenden Schlauch (Nierenkammer) von Y-förmiger Gestalt dar, in welchen von allen Seiten

Verästelungen einmünden. Der Schlauch steht einerseits durch einen kürzeren oder längeren Gang (Nierenspritze, pyriform vesicle) mit dem Pericard in Verbindung, andererseits mündet er durch einen Harnleiter an der Basis der Analpapille oder in deren Nähe nach aussen. Bei den Aeolididae liegt das Organ dicht unter der Rückenhaut und ist mit dieser verwachsen. In einzelnen Fällen findet sich die Nierenöffnung weit von der Afteröffnung entfernt.

Bei den Pleurobranchiden (Tectibranchia), von denen sich die Nudibranchier vermuthlich herleiten lassen, kommt ein sehr langer Renopericardialgang vor, wie ein solcher auch bei manchen Nudibranchiern (Tritoniidae, Dorididae) auftritt.

Bei Phyllirhoë fehlen die Verästelungen der Urinkammer, die als ein einfacher, medianer Schlauch vom Pericard nach hinten zieht. Vorn steht sie durch einen Trichter mit dem Pericard, ungefähr in der Mitte seiner Länge durch einen seitlichen Harnleiter mit der Aussenwelt in Verbindung.

Ganz isolirt unter den Mollusken überhaupt steht mit Bezug auf die Nierenverhältnisse Elysia (Ascoglossa) da, indem hier zwischen Niere und Pericard, welch letzteres von der ersteren in weitem Umfange umgeben wird, zahlreiche (11—12) Communicationen existiren. Alle anderen Mollusken besitzen aber für eine Niere nur einen Nierentrichter.

C. Scaphopoda (Fig. 287). Dentalium besitzt eine paarige und symmetrische Niere, die zu beiden Seiten des Enddarmes liegt. Jedes Nephridium besteht aus einem mit kurzen Divertikeln besetzten Sack. Die beiden Nephridien stehen nicht miteinander in Communication und öffnen sich durch 2 zu Seiten des Afters gelegene Oeffnungen in die Mantelhöhle. Das Vorhandensein von renopericardialen Oeffnungen wird von allen Beobachtern bestritten, und es wären die Scaphopoden die einzige Molluskengruppe, bei welchen solche Oeffnungen gänzlich fehlen. Von grosser Bedeutung ist, abgesehen von der Symmetrie der Niere, die Thatsache, dass die Geschlechtsproducte aus der Geschlechtsdrüse (durch Platzen der zwischen beiden Organen liegenden Wand?, durch eine Oeffnung?) in die rechte Niere und erst von da durch die rechte Nierenöffnung nach aussen, d. h. in die Mantelhöhle gelangen.

Es sei hier noch erwähnt, dass jederseits neben dem After, zwischen diesem und den Nierenöffnungen ein Porus vorkommt, der Wasserporus, dessen Bedeutung noch nicht sicher ermittelt ist. Wenn diese Poren wirklich ins blutführende Lacunensystem des Körpers hineinführen, was früher behauptet wurde und auch neuerdings wieder als möglich hingestellt wird, so wäre dies der einzige Fall einer möglichen directen Wasseraufnahme in das Blut. Es ist die Ansicht vertreten worden, dass durch diese Poren Blut abgegeben werde (bei plötzlicher Volumänderung des Körpers).

D. Lamellibranchia. Das Nephridium (Bojanus' Organ) ist immer paarig und symmetrisch und liegt unter dem Pericard, vor dem hinteren Schliessmuskel. Jedes Nephridium stellt einen Schlauch oder Sack dar, welcher einerseits durch einen Nierentrichter in das Pericard, andererseits durch eine äussere Oeffnung in die Mantelhöhle mündet. Diese Communication der Niere mit der Mantelhöhle erfolgt immer über das Cerebrovisceralconnectiv hinweg.

Bei den niedersten Lamellibranchiern, den Protobranchiern, zeigen sich die Nephridien noch in ziemlich einfacher Form; so schematisch

einfach, wie dies früher für diese Gruppe behauptet wurde, ist ihr Bau im Allgemeinen freilich nicht. Bei den in jüngster Zeit genau untersuchten Formen (Leda, Malletia, Yoldia) stellt jedes Nephridium einen mehrfach gewundenen Schlauch dar (Fig. 323), dessen innere (Pericardial-) und äussere, in die Mantelhöhle führende Oeffnung einander sehr genähert am hinteren Ende des Organes liegen. Das Epithel des Nierenschlauches, dessen Lumen in den einzelnen Abschnitten wechselt und dessen Wände mit Ausnahme des Endstückes zahlreiche Aussackungen und Faltungen zeigen, bewahrt in der ganzen Länge denselben histologischen Charakter; es ist überall, ausgenommen in der Nähe der inneren und äusseren Mündung, excretorischer Natur. Am einfachsten gebaut tritt die Niere bei Solemya auf, wo sie einen glattwandigen, U-förmig geknickten Schlauch darstellt, dessen innere und äussere Mündung sich hier an seinem vorderen Ende finden. Wichtig ist nun mit Rücksicht auf das Verhalten der Solenogastriden, niederer Prosobranchier (Fissurella, Haliotis, Patella) und der Scaphopoden vor allem die Thatsache, dass bei den Protobranchiern die paarige Geschlechtsdrüse noch Beziehungen zu der Niere zeigt. In einem Falle, bei Solemya, mündet die Gonade in den Anfangstheil, den Pericardialtrichter der Niere; bei den meisten anderen Protobranchiern öffnen sich die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüse in den Endabschnitt der Nephridien oder wenigstens mit den äusseren Mündungen der letzteren zusammen in die Mantelhöhle. Von grösstem Interesse ist aber, dass für mehrere dieser offenbar in der Hinsicht höher differenzirten Formen nachgewiesen werden konnte, dass ein Verbindungsgang zwischen Renopericardialtrichter und dem gemeinsamen Endstück von Niere und Geschlechtsleiter besteht (Gonopericardialgang), eine letzte Andeutung der directen Beziehungen zwischen Gonade und Pericard (Fig. 323).

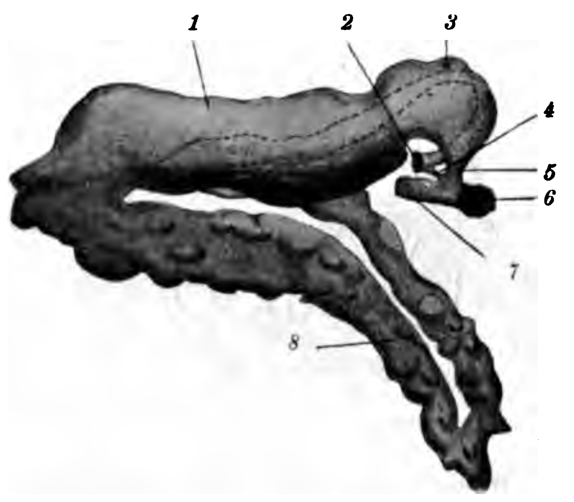



Fig. 323. **Linkes Nephridium von Leda sulculata,** von links gesehen, nach STEMPELL, 1898. *1* Erweiterter, von vorn nach hinten verlaufender Abschnitt des Nierenschlauches, *2* Renopericardialtrichter, *3* Quercommunication der beiderseitigen Nierenschläuche, *4* Gonopericardialgang, *5* verengerter Endtheil der Niere, *6* gemeinsame Nieren-Geschlechtsöffnung, *7* Ausführungsgang der Gonade, *8* Theil des Nierenschlauches mit Blindsäcken.

Auf der anderen Seite können freilich an den Nephridien der Protobranchier sich auch schon Züge höherer Specialisirung geltend machen, indem in einzelnen Fällen die beiderseitigen Nierenschläuche durch eine Quercommunication in Verbindung treten (man vergl. das weiter unten Gesagte).

Auch noch bei anderen Lamellibranchiern existiren Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüse und Niere. So mündet die Geschlechtsdrüse der *Pectinidae* und *Anomiidae* ebenfalls in die Niere, aber nahe ihrer äusseren Mündung. Bei Arca, Ostrea, Cyclas und Montacuta mündet jederseits die Niere und die Geschlechtsdrüse noch in den Grund einer gemeinsamen Grube (Urogenitalkloake), und bei allen anderen Muscheln existiren getrennte äussere Nephridial- und Geschlechtsöffnungen.

Der einfache Bau der Protobranchiatenniere complicirt sich bei den übrigen Lamellibranchiern nach folgenden Richtungen hin:

1) Es lassen sich gewöhnlich 2 Schenkel an jedem Nierenschlauch unterscheiden, ein nach aussen mündender (Vorhöhle, Aussensack), der den anderen von oben und aussen umfasst und ohne excretorisches Epithel ist, und ein mit dem Pericard in Verbindung stehender Pericardialschenkel (Fig. 324 und 325). Dieser letztere ist allein als excretorischer Nierensack entwickelt. Von seiner Wand ragen von Drüsenepithel überzogene Falten oder Trabekel in seinen Hohlraum vor, welche ihm ein parenchymatöses oder schwammiges Gefüge verleihen. Der Nierensack steht mit dem Pericard durch einen kürzeren oder längeren Nierentrichter in Communication.

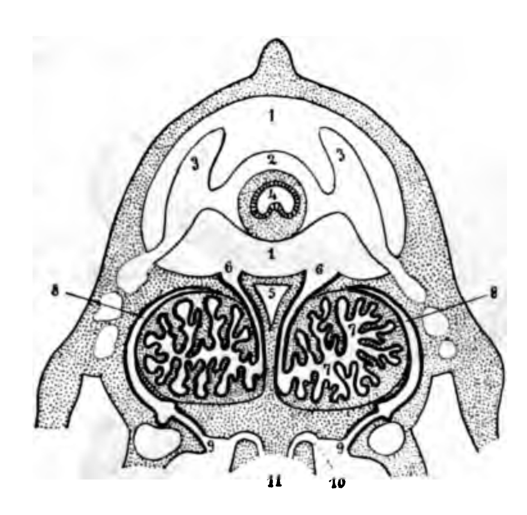



Fig. 324. **Querschnitt durch den Rumpf von Anodonta, zur Demonstration von Pericard, Herz und Niere.** Die Zeichnung ist nach Abbildungen von GRIESBACH, 1877, combinirt und schematisirt. Nicht alle Theile, welche dargestellt sind, kommen auf einem und demselben Querschnitt vor. *1* Pericard, *2* Herzkammer, *3* Vorhöfe, *4* Enddarm, *5* venöser Sinus, *6* Renopericardialöffnung (Trichter), *7* Nierensack, Nierenhöhle, *8* Vorhöhle, welche bei *9* durch die Nephridialöffnung in die Mantelhöhle mündet, *10* Genitalöffnung, *11* Fussbasis.

Während bei den Protobranchiern (ausgenommen bei Solemya) die äussere und innere Mündung einander genähert am hinteren Ende der Niere liegen, verhält es sich bei den meisten übrigen Lamellibranchiern gerade umgekehrt, indem sich hier beide Oeffnungen am Vorderende finden. Dieser Unterschied in der Lage ist vielleicht so zu erklären, dass bei diesen höheren Formen und vermuthlich auch bei Solemya sich die Hauptmasse der Niere nach hinten verschob, während die Oeffnungen in ihrer ursprünglichen Lage verharrten. Thatsächlich reichen die Nephridien der Protobranchier nicht so weit nach hinten, wie die der meisten anderen Muscheln.

Ueber die eigenthümliche Lagerung der Niere bei *Teredo* siehe unter Circulationssystem, p. 329.

2) Die beiden Nierensäcke treten mit einander in der Medianebene des Körpers in offene Communication. Am weitesten ist diese Communication bei den am meisten specialisirten Muscheln (Pholadacea, Myacea, Anatinacea, Septibranchia).

Bei Anomia, wo alles asymmetrisch ist, sind auch die beiden (nicht mit einander communicirenden) Nieren asymmetrisch.

Die Nieren werden von venösem Blut durchströmt, welches zu den Kiemen geht. Die zuführenden Gefässe der Nieren scheinen eigenwandig, die abführenden Kanäle lacunär zu sein. Nirgends besteht eine offene Communication zwischen Blutgefässsystem und Niere.

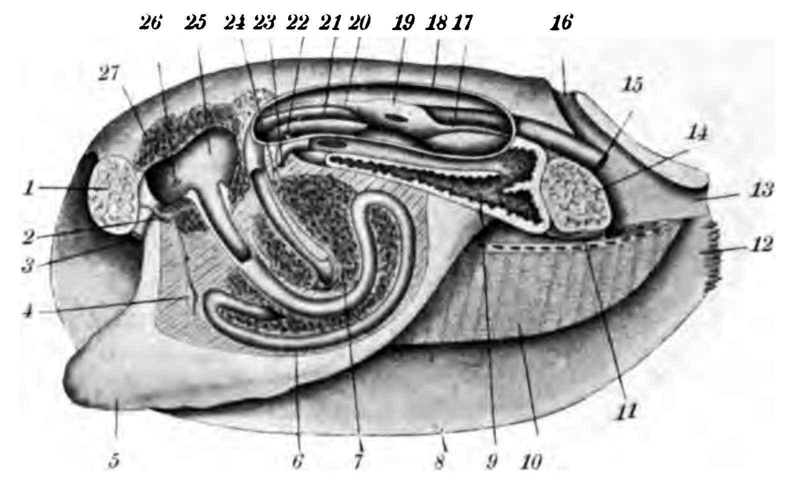


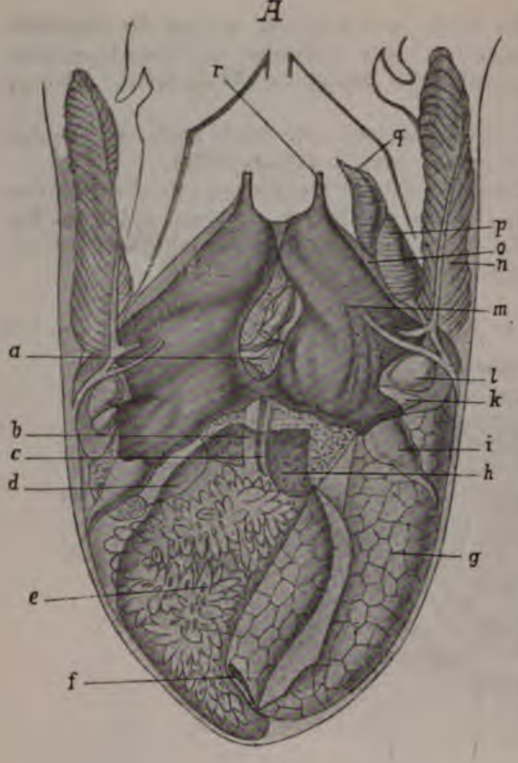

Fig. 325. **Anodonta cygnea**, von der linken Seite, nach PARKER und HASWELL, Textbook of zoology. *1* Vorderer Schliessmuskel, *2* Cerebropleuralganglion, *3* Mund, *4* Pedalganglion, *5* Fuss, *6* Darm, *7* Gonade, *8* Mantel, *9* Niere, *10* Kieme, *11* Visceralganglion, *12* Einströmungsöffnung, *13* Ausströmungsöffnung, *14* hinterer Schliessmuskel, *15* Anus, *16* dorsale Mantelöffnung, *17* hintere Aorta, *18* Pericard, *19* Herz, *20* vordere Aorta, *21* Rectum, *22* Renopericardialöffnung, *23* äussere Nierenöffnung, *24* Geschlechtsöffnung, *25* Magen, *26* Mündung der Verdauungsdrüse, *27* Verdauungsdrüse.

E. Cephalopoda (Fig. 326 und 327). (Man vergleiche das über die Leibeshöhle und das venöse Blutgefässsystem Gesagte.) Die Cephalopoden haben zwei (Dibranchia) oder vier (Tetrabranchia) symmetrische, im hinteren und oberen Theil des Eingeweidesackes gelegene, geräumige Nierensäcke, die in typischer Weise einerseits communiciren mit der secundären Leibeshöhle und andererseits mit der Aussenwelt (Mantelhöhle). Von den zwei Paar Nieren von Nautilus besitzt jedoch nur ein Paar die Leibeshöhlentrichter, die sich aber von der Niere selbst abgelöst haben und neben den äusseren Nierenöffnungen direct in die Mantelhöhle münden (siehe unter Cölom p. 341).

An der vorderen Wand der Harnsäcke verlaufen die grossen, zum Herzen zurückkehrenden Körpervenen. Diese Venen stülpen sich gegen die Höhlung der Harnsäcke zu den schon früher erwähnten Venenanhängen aus. Das diese Anhänge überziehende Harnsackepithel ist wohl vorzugsweise der Sitz der Excretion. Die Excrete werden in den Harnsack abgeschieden (dessen Wand sonst überall glatt ist) und von da durch den kürzeren oder längeren Harnleiter nach aussen, d. h. in die Mantelhöhle entleert. Die Nierenöffnungen finden sich an der medialen

Seite der Kiemenbasis und sind bei Nautilus, Spirula, den meisten Oegopsiden, Sepioteuthis unter den Myopsiden einfache, schlitzförmige Oeffnungen, bei Thysanoteuthis, Histioteuthis, Chiroteuthis, Mastigoteuthis unter den Oegopsiden, den Myopsiden, ausg. Sepioteuthis, und den Octopoden dagegen an das Ende frei in die Mantelhöhle vorragender Nierenpapillen verlagert.

Die beiden Nierensäcke der Octopoden, ebenso von Spirula und die 2 Paare von Nautilus sind vollständig von einander getrennt. Nahe der Stelle, wo jeder Nierensack sich in den Harnleiter fortsetzt, liegt der Nierentrichter, d. h. jene der Renopericardialöffnung der übrigen Mollusken entsprechende Communication,



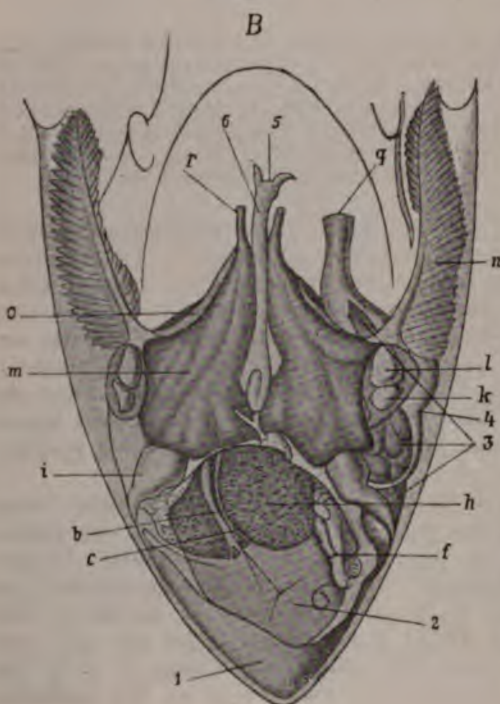




Fig. 326. **Nierensäcke, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane etc. von Sepia.** *A* Weibchen. ***B*** Männchen. Der Eingeweidesack ist von hinten gesehen, der Mantel, die Leibeswand, der Tintenbeutel, bei ***A*** auch der Enddarm und die Nidamentaldrüsen entfernt, nach GROBBEN, 1884. *a* Herz, *b* Genitalvene, *c* Genitalarterie, *d* Magen, *e* weiblicher Keimkörper, *f* Mündung des Oviductes in die Eierstockshöhle, *g* Oviduct, *h* unpaarer vorderer Nierensack, *i* Abdominalvene, *k* Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse), *l* Kiemenherz, *m* paariger hinterer Nierensack, *n* Kieme, *o* Kanäle der Leibeshöhle, welche zur Niere führen, *p* Eileiterdrüse, *q* weibliche Geschlechtsöffnung, *r* Nierenöffnungen. In ***B*** *1* Hode, *2* (die Verweislinie ist etwas zu weit geführt) Mündung des männlichen Keimkörpers in die Gonadenhöhle (Genitalkapsel), *f* Mündung des Samenleiters in die männliche Gonadenhöhle, *3* Abschnitt der Leibeshöhle (Bauchfelltasche), welcher das Vas deferens enthält, *5* After, *6* Rectum, *q* männliche Geschlechtsöffnung.

welche hier in die auf das „Wassergefässsystem" reducirte secundäre Leibeshöhle führt.

Bei den Decapoden (ausg. Spirula) stehen die beiden Nierensäcke miteinander in der Medianebene in offener Communication. Solche Communicationen giebt es bei Sepia zwei, eine obere und eine untere. Die untere Communicationsbrücke ist zu einem grossen Sacke ausgebuchtet, welcher an der Vorderseite der paarigen Nierensäcke bis gegen die obere Spitze des Eingeweidesackes emporsteigt (vergl. Fig. 311). In der Scheidewand zwischen unpaarem vorderen und paarigen hinteren Nierensäcken verlaufen die zum Herzen zurückkehrenden Körpervenen, die sich hier nicht nur nach hinten, d. h. in den Hohlraum der beiden paarigen Nierensäcke, sondern auch nach vorn, in den Hohlraum des unpaaren Verbindungssackes, zur Bildung der Venenanhänge ausstülpen können. Nahe der Stelle, wo jeder Nierensack sich in den Harnleiter fortsetzt, entspringt aus ihm der renopericardiale Verbindungsgang, welcher sich in den das Herz enthaltenden, dem Pericard der übrigen Mollusken entsprechenden Abschnitt der secundären Leibeshöhle öffnet.

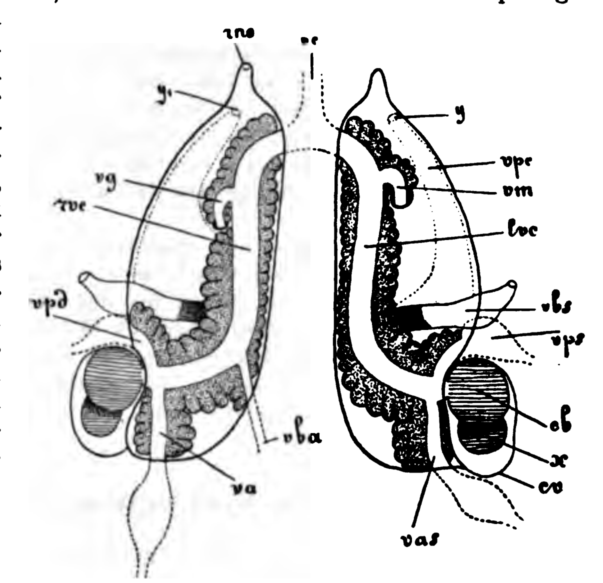



Fig. 327. **Schematische Darstellung des paarigen hinteren Nierensackes von Sepia officinalis und der an seiner vorderen Wand verlaufenden Venen mit den „Venenanhängen"**, von hinten, nach VIGELIUS, 1880. *rc* Vena cava, *rno* rechte Nephridialöffnung, $y_1$ rechte Renopericardialöffnung, die Contouren der Leibeshöhle sind durch eine punktirte Linie angedeutet, *vg* Vena genitalis, *rvc* rechter Ast der Vena cava, *vpd* rechte Mantelvene, *va* rechte Vena abdominalis, *vba* Vene des Tintenbeutels, *vas* linke Vena abdominalis, *cv* Abschnitt der secundären Leibeshöhle (Kiemenherzkapsel), welcher das Kiemenherz *cb* und den Kiemenherzanhang (Pericardialdrüse) *x* umgiebt, *vps* linke Mantelvene, *vbs* linke Kiemenvene, *lvc* linker Ast der Vena cava cephalica, *vm* linke Vena genitalis, *vpc* secundäre Leibeshöhle (Visceropericardialsack), *y* linke Renopericardialöffnung (Nierentrichter).

Die Gestalt der Nierensäcke wird z. Th. wenigstens bedingt durch die Gestalt und Lage der angrenzenden Eingeweide, durch den Reifezustand der Geschlechtsorgane, durch die verschiedene Gestalt dieser Organe im männlichen und weiblichen Geschlecht. Alle Eingeweide, welche von aussen gegen die Nierenwand drücken und dieselbe in verschiedener Weise gegen ihren Hohlraum zu einbuchten, sind selbstverständlich an diesen Stellen vom Epithel der Nierensäcke überzogen. Dasselbe gilt von jenen Organen, welche, wie der Magen, der Magenblindsack, die Ausführungsgänge der Verdauungsdrüsen bei Decapoden (Sepia), scheinbar im Innern der geräumigen Nierensäcke liegen. Sie liegen in Wirklichkeit ausserhalb der Nierensäcke, sind nur in sie hineingehängt, ähn-

lich wie der Darm eines Ringelwurmes z. B. in Wirklichkeit ausserhalb der Leibeshöhle, von dieser durch das Peritonealendothel vollständig abgeschlossen, liegt.

Es wurde oben erwähnt, dass von den 2 Paar Nierensäcken von Nautilus nur das eine Paar, nämlich das obere, renopericardiale Oeffnungen besitzt, die jedoch nicht in die Niere selbst, sondern dicht neben den äusseren Nierenöffnungen in die Mantelhöhle ausmünden (Fig. 131 *cp* und Fig. 132 *viscper*).

Diese Thatsache liess sich für die Ansicht verwerthen, dass die 2 Paar Nierensäcke durch Theilung aus einem einzigen, demjenigen der Dibranchiaten entsprechenden Paare hervorgegangen seien. In Verfolgung dieses Gedankens wurden auch das untere Kiemenpaar, das untere Paar Vorhöfe u. s. w. als neue Erwerbungen betrachtet. Da auch die Verhältnisse bei Chiton, wo trotz der zahlreichen Kiemenpaare nur zwei Vorhöfe des Herzens vorhanden sind und wo keine Beziehungen zwischen der Zahl der Schalenplatten und der Zahl der Kiemenpaare u. s. w. vorhanden sind, nicht verwerthet werden können, so steht die mehrfach geäusserte Ansicht von einer ursprünglichen Metamerie des Molluskenkörpers auf schwachen Füssen.

Es ist auch die, wie uns scheint, kaum durch genügende Argumente gestützte Ansicht ausgesprochen worden, dass die Geschlechtswege der Cephalopoden und ebenso die der Chitoniden ein zweites Paar Nephridien vorstellen, so dass also den Mollusken überhaupt ursprünglich zwei Nephridienpaare zugekommen wären, von denen das eine mit dem pericardialen, das andere mit dem gonadialen Abschnitt der Leibeshöhle in Communication stehen würde.

## XX. Geschlechtsorgane.

### A. Allgemeines.

Wir werden bei der Darstellung der Geschlechtsorgane der Mollusken zu betrachten haben: 1) die Gonaden oder Keimdrüsen, d. h. jenen wichtigsten Theil, in welchem die Fortpflanzungszellen (Eier und Spermatozoen) gebildet werden, 2) die Leitungswege, durch welche die Fortpflanzungszellen nach aussen befördert werden, und 3) die Begattungsorgane.

1) Die Gonaden oder Keimdrüsen sind schon im Abschnitt XVIII als vollständig oder unvollständig abgegliederte Theile der secundären Leibeshöhle erkannt und in ihren Beziehungen zu den übrigen Abschnitten dieser Leibeshöhle dargestellt worden.

Die Gonaden sind paarig und symmetrisch (in einem Paar vorhanden) bei den Lamellibranchiern und Solenogastres. Bei allen übrigen Mollusken sind sie unpaar und in der Einzahl vorhanden. In sehr seltenen Fällen (bei einigen nachher zu erwähnenden hermaphroditischen Lamellibranchiern) finden sich 2 Paar Gonaden, nämlich ein Paar weibliche und ein Paar männliche.

Getrennt geschlechtlich sind unter den Amphineuren die Chitoniden und Chaetoderma, zahlreiche Lamellibranchier, die Scaphopoden, unter den Gastropoden die Prosobranchier (mit den gleich zu erwähnenden Ausnahmen) und sämmtliche Cephalopoden. Hermaphroditisch sind unter den Amphineuren die

Neomeniidae, viele Lamellibranchier, unter den Gastropoden die Pulmonaten, Opisthobranchier und einige Prosobranchier (Valvata, Marsenina, Oncidiopsis, Odostomia, Entoconcha(?), sowie gelegentlich auch Patella- und Acmaea-Arten unter den Diotocardiern).

Beim hermaphroditischen Zustand lassen sich 4 Typen unterscheiden:

a) Eine und dieselbe Keimdrüse, die Zwitterdrüse, erzeugt in allen Abschnitten sowohl männliche wie weibliche Geschlechtsproducte.

b) Die Zwitterdrüse bringt in den einen Drüsenläppchen nur Spermatozoen, in den anderen nur Eier hervor, ohne dass aber die männlichen oder weiblichen Läppchen oder Acini zu bestimmten Gruppen vereinigt wären.

c) Dieser letztere Zustand wird sodann beim dritten Typus erreicht, wo wir also in der Zwitterdrüse rein männliche und rein weibliche Partien (Gruppen von männlichen oder weiblichen Acini) unterscheiden können, die aber beide einen gemeinsamen Leitungsweg besitzen.

d) Endlich sondern sich die weiblichen und männlichen Regionen vollständig von einander, so dass wir nicht mehr eine Zwitterdrüse, sondern getrennte Ovarien und Hoden an einem und demselben Individuum vorfinden. In diesem Falle trennen sich auch die Ausführungsgänge; wir treffen also einen besonderen Ei- und einen besonderen Samenleiter an. Ein derartiges Verhalten kommt, wie schon erwähnt, gewissen Muscheln zu, nämlich den Anatinacea und Poromya unter den Septibranchiern, welche 2 Hoden und 2 Eierstöcke besitzen. Auch die parasitische Schnecke Entoconcha soll in diese Kategorie gehören. Für die Typen a, b und c lassen sich zahlreiche Beispiele in den verschiedensten Abtheilungen nachweisen.

Lage der Gonaden. Die langgestreckte, röhrenförmige, durch eine mediane Scheidewand getheilte Zwitterdrüse der Solenogastres liegt in der vorderen Verlängerung des Pericards über dem Darm. In ganz ähnlicher Lage, aber nicht in offener Communication mit dem Pericard, findet sich die Gonade der Chitoniden. Bei den Gastropoden findet sich die Gonade im Eingeweidesack, und zwar mit Vorliebe im obersten Theil desselben, zwischen den Lappen der Verdauungsdrüse. Wo der Eingeweidesack verstreicht, zieht sich die Gonade mit dem Darm und der Verdauungsdrüse in die über dem Fusse liegende primäre Leibeshöhle zurück. In ähnlicher Lage wie bei den Gastropoden treffen wir die Scaphopoden-Gonade im dorsalwärts hoch ausgezogenen Eingeweidesack über dem After und über den Nieren. Dasselbe gilt für die Cephalopoden. In typischer Lage liegen die paarigen, vielfach gelappten Geschlechtsdrüsen der Muscheln in der primären Leibeshöhle über dem musculösen Theil des Fusses, zwischen den Darmwindungen, hinter der „Leber“ oder noch zwischen ihre Lappen eindringend und sich wohl auch zu Seiten und unter der Niere ausbreitend.

Das die Gonaden auskleidende Epithel ist morphologisch Endothel der secundären Leibeshöhle. Die Fortpflanzungszellen können entweder überall aus dem Gonadenepithel entstehen oder sie entstehen nur (Cephalopoden) an bestimmten, als Keimepithel oder Keimlager zu bezeichnenden Bezirken des Gonadenepithels. So mag es dann den

Anschein haben, als ob die Keimdrüse in oder an einem besonderen Sacke liege, während dieser Sack in Wirklichkeit selbst die Gonade ist und die Keimdrüse nur das massig entwickelte Keimlager der Gonade.

Die reifen Fortpflanzungszellen lösen sich von ihrer Bildungsstätte ab und fallen in den Hohlraum der Gonaden, d. h. in einen Theil der secundären Leibeshöhle. Von hier aus werden sie in verschiedener Weise nach aussen geleitet.

2) Leitungswege. Die Gonaden haben entweder ihre besonderen Ausführungsgänge (Chitoniden, Monotocardier, Pulmonata, Opisthobranchia, Cephalopoda, viele Lamellibranchier), oder sie benutzen die Nephridien als Leitungswege. Im letzteren Falle gelangen die Geschlechtsproducte entweder direct in die Niere und von da durch die Nierenöffnung nach aussen (viele Diotocardier, die Scaphopoden, manche Lamellibranchier), oder sie gelangen zuerst in das Pericard und aus diesem durch die Nephridien nach aussen (Solenogastres). In dem Falle, wo die Gonaden in die Niere münden, kann ihre Einmündungsstelle in sehr verschiedenen Bezirken dieser letzteren liegen. Die Gonade mündet bald in den proximalen (durch den Nierentrichter mit dem Pericard communicirenden), meist zum Nierensack erweiterten Theil des Nephridiums, bald in den distalen, nach aussen mündenden Theil (Harnleiter), bald in eine wenig tiefe Urogenitalkloake.

Man kann folgende Reihe aufstellen:

a) Die Gonade mündet in das Pericard (Solenogastres).
b) Die Gonade mündet in den proximalen oder Pericardtheil der Niere.
c) Die Gonade mündet in den distalen oder Harnleitertheil der Niere.
d) Die Gonade mündet in eine Urogenitalkloake.
e) Die Gonade mündet gesondert von der Niere nach aussen.

Wo paarige Gonaden vorhanden sind, sind die Leitungswege paarig (Solenogastres, Lamellibranchier). Wo eine einzige unpaare Gonade vorhanden ist, kommt a) ein einziger Ausführungsgang vor, oder wird ein einziger Leitungsweg (Niere) benutzt (Gastropoden, Scaphopoden, Cephalopoden etc.); dieser Leitungsweg ist dann immer asymmetrisch und meist rechtsseitig. b) Ein paariger Leitungsweg bei unpaarer Keimdrüse findet sich bei den Chitonen und vielen Cephalopoden.

Wo die Geschlechtsdrüsen mit besonderen Ausführungsgängen nach aussen münden, können sich an diesen verschiedene Abschnitte, Anhangstaschen, accessorische Drüsen, Begattungsapparate etc. differenziren, welche vornehmlich bei den Pulmonaten, Opisthobranchiern und Cephalopoden die Leitungswege zu einem complicirten Apparate gestalten. Im männlichen Geschlecht wird die Complication vorwiegend bedingt durch das Auftreten von Begattungsorganen, von Drüsen, welche die Kapseln von Spermatophoren bilden, von Samenblasen etc., im weiblichen Geschlecht durch das Auftreten von Eiweissdrüsen, Schalendrüsen, Receptacula seminis, einer Vagina etc. Da bei hermaphroditischen Mollusken beide Reihen von Complicationen an einem und demselben Geschlechtsapparat zugleich auftreten, so resultirt daraus die höchste Complication dieses Apparates bei den (hermaphroditischen) Pulmonaten und Opisthobranchiern.

3) Begattungsorgane fehlen bei zahlreichen Mollusken, so bei den Amphineuren (mit Ausnahme einiger Solenogastres), fast allen

Diotocardiern, den Scaphopoden und allen Lamellibranchiern. Sie sind vorhanden bei den Monotocardiern, den Pulmonata, Opisthobranchia und Cephalopoda. Bei den Gastropoden handelt es sich um in der Nackengegend, auf der rechten Seite, liegende männliche Apparate, die bald aus einem frei vorragenden, musculösen Penis bestehen, bald ein aus der Geschlechtsöffnung vorstreckbares oder vorstülpbares Organ darstellen. Bei den Cephalopoden ist es ein bestimmter, in besonderer, bisweilen sehr auffälliger Weise, modificirter (hectocotylisirter) Arm des Männchens, welcher bei der Copulation eine mehr oder weniger wichtige Rolle spielt.

## B. Specielles.

a) **Gonaden.** 1) Amphineuren. Solenogastres (Fig. 316). Chaetoderma ist getrenntgeschlechtlich, die Neomeniiden sind zwittrig. Bei den letztgenannten Formen ist das Geschlechtsorgan paarig und besteht aus 2 langgestreckten, meist dicht aneinander liegenden, mehr oder weniger deutlich geschiedenen Schläuchen, die über dem Darm verlaufen; sie münden hinten auch getrennt ins Pericard, ausgenommen bei der Gattung Myzomenia. Bei Chaetoderma ist die Gonade einheitlich, die Pericardialgänge aber sind doppelt. Bei der Gattung Neomenia werden die Geschlechtsproducte nur in den seitlichen, regelmässig angeordneten Blindsäckchen der Keimdrüsen erzeugt, und die medial gelegenen Theile der Gonaden functioniren bloss als Leitungswege. Im Allgemeinen entstehen die Eier, die sich meist mit einem folliculären Epithel umgeben, an den medialen, die Spermatozoen an den lateralen oder basalen Partien der Keimdrüse. Wahrscheinlich liegt bei den Neomeniiden protandrischer Hermaphroditismus vor.

Die männliche oder weibliche Gonade der Chitoniden liegt als ein unpaarer, langer Sack auf der Rückenseite des Darmes vor und z. Th. noch unter dem Pericard. Beim Ovarium ragen von der Epithelwand zahlreiche, birnförmige Schläuche (Fig. 328) in die Ovarialhöhle vor. Ein jeder solcher Schlauch stellt ein gestieltes Follikel mit von den Follikelzellen umgebener Eizelle dar. Es finden sich solche Follikel in allen Grössen und Entwickelungsstadien. Jedes Ei ist anfangs eine einfache Ovarialepithelzelle, die sich durch besondere Grösse von den benachbarten Epithelzellen unterscheidet. Indem sie wächst und immer dotterreicher wird, senkt sie sich unter das Ovarialepithel in die Tiefe, stülpt dasselbe zu gleicher Zeit gegen die Ovarialhöhle vor und bildet so ein junges Follikel. Auch die Wandung des sackförmigen Hodens erhebt sich in seinen Binnenraum hinein in Form zahlreicher Falten, an denen das Epithel mehrschichtig wird und die Mutterzellen der Spermatozoen liefert.

Dass die Gonade von Chiton 2 Ausführungsgänge hat, lässt vermuthen, dass sie selbst ursprünglich paarig war. Diese Annahme wird gestützt durch die Beobachtung, dass die Genitalarterien scheinbar frei in das Lumen der Gonade hineinhängen, immerhin vom Keimepithel überzogen werden. Ein derartiges eigenthümliches Verhalten findet eine einfache Erklärung, wenn man voraussetzt, dass die Gefässe ursprünglich zwischen den beiden Hälften einer paarigen Gonade lagen, dass dann nach Verschmelzung der beiden Theile die Scheidewand verschwand bis auf die Arterien, die nun frei in das Lumen hineinragen müssen. In der That wurde nun kürzlich eine Form bekannt (Nuttalochiton

hyadesi), bei der in beiden Geschlechtern die Gonaden paarig und die beiden Theile der Geschlechtsdrüse vollständig von einander getrennt sind.

Die beiden Ausführungsgänge der Gonade, d. h. die beiden Samenleiter beim Männchen und die beiden Eileiter beim Weibchen, münden jederseits in die Mantelfurche, etwas vor der Nierenöffnung (Fig. 317). Gewisse Beobachtungen sprechen dafür, dass die Geschlechtsgänge sich getrennt von der Gonade anlegen und sich erst secundär mit derselben verbinden. Die Feststellung dieser Thatsache ist mit Rücksicht auf das Verhalten der Solenogastres, die noch besonderer Geschlechtswege entbehren, nicht unwichtig.

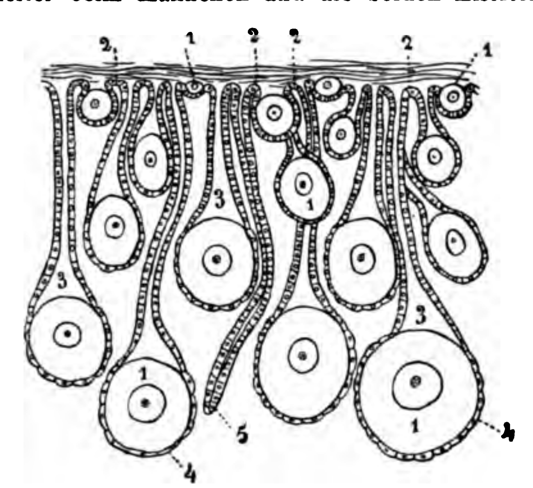


Fig. 328. **Schnitt durch die Wand des Ovariums von Chiton,** nach HALLER, 1882, schematisirt. *1* Eier auf verschiedenen Entwickelungsstadien, *2* Keimepithel, *3* Eisäcke, Eischläuche, *4* Follikelepithel, *5* vom Ei verlassener Eischlauch.

2) Gastropoda. Die Gonaden der Prosobranchier bieten geringes vergleichend-anatomisches Interesse. Doch müssen wir auf jene im Abschnitt Nephridien citirte Angabe verweisen, nach welcher bei einer sehr ursprünglich sich verhaltenden Form, bei Cemoria unter den Rhipidoglossen, noch ein Paar Gonaden vorkommen soll, von denen eine jede ihre besondere Mündung in die entsprechende Niere besitzt. Auch wenn diese Angabe nicht bestätigt würde, hat die von einigen Seiten geäusserte Ansicht, dass in der einheitlichen Gonade der übrigen Gastropoden das Verschmelzungsproduct einer ursprünglich paarigen Geschlechtsdrüse und nicht etwa bloss eine Hälfte einer solchen zu erblicken sei, manches für sich.

Interessant ist weiterhin die neulich constatirte Thatsache, dass nicht nur bei einigen wenigen Monotocardiern (Valvata, einige Marseniaden etc.) Hermaphroditismus vorkommt, sondern auch unter den Diotocardiern hie und da sich hermaphroditische Formen finden. So zeigen sich bei Patella vulgata z. B. gelegentlich zwittrige Exemplare (Beleg: unter 250 wurden 3 gefunden), oder andere Formen, wie Acmaea fragilis, sind regelmässig hermaphroditisch. Es scheint nicht ausgeschlossen, dass in manchen Fällen der zwittrige Zustand bis dahin einfach übersehen wurde, da er vermuthlich nur kurze Zeit andauert und ihm ein eingeschlechtlicher vorausgeht oder auch nachfolgt. So ist z. B. Acmaea fragilis zunächst männlich, dann hermaphroditisch, dann weiblich.

Unter den zwittrigen Monotocardiern besitzt Valvata eine Zwitterdrüse vom ersten, oben beschriebenen Typus, d. h. männliche und weibliche Geschlechtsproducte können sich an der Wand der ganzen Gonade

entwickeln; die hermaphroditischen Marseniaden (Marsenina und Oncidiopsis) zeigen hierin eine höhere Differenzirung, indem von der baumförmig verästelten Drüse die Endäste Eier, die dem Ausführungsgang genäherten Partien aber Spermatozoen liefern (Fig. 329).

Bei den Pulmonata und Opisthobranchia ist die Keimdrüse eine Zwitterdrüse, in welcher Spermatozoen und Eier gleichzeitig erzeugt werden. Die Zwitterdrüse der Pulmonaten ist ein vielfach gelapptes oder aus zahlreichen zusammenmündenden Divertikeln bestehendes Organ, in welcher, überall durcheinander vermengt, Spermatozoen und Eier entstehen, die in früheren oder späteren Bildungsstadien sich von der Wand loslösen und dann frei in der Gonadenhöhle liegen. Auch die ansehnliche, in ihren gröberen Formverhältnissen sehr variable Zwitterdrüse der Tectibranchia verhält sich ganz ähnlich. Sie liegt im hinteren Körpertheil an der Verdauungsdrüse, zwischen deren Lappen sie eindringen kann, und weist selbst mehr oder minder deutliche Lappen auf, die wieder aus Lappen zweiter Ordnung, Bläschen oder Acini bestehen. In allen Acini werden gleichzeitig Spermatozoen und Eier gebildet, d. h. diese Art der Zwitterdrüse, wie die der Pulmonata, gehört unter den oben sub a beschriebenen Typus. Aber bei den Pleurobranchiden, Peltiden und Tylodiniden, sowie bei Lobiger unter den Ascoglossen finden sich Verhältnisse, welche dadurch an die gleich zu besprechenden der Nudibranchier erinnern, dass die Stellen, wo die Spermatozoen, und diejenigen, wo die Eier entstehen, in der Zwitterdrüse localisirt sind. Die Acini zerfallen nämlich in männliche und weibliche, indem die einen nur Spermatozoen, die anderen nur Eier liefern. Bei der grossen Mehrzahl der Nudibranchier nun kommt eine räumliche Sonderung der männlichen und weiblichen Keimbezirke dadurch zu Stande, dass die Endacini nur Eier erzeugen, aber gruppenweise in Lappen der Zwitterdrüse einmünden, in denen nur Spermatozoen erzeugt werden. Aus allen Lappen entspringen Ausführungsgänge, die, sich miteinander vereinigend, schliesslich den Zwittergang bilden. Die Zwitterdrüse stellt so ein im grösseren hinteren Theil der primären Leibeshöhle ansehnlich ausgebreitetes Organ dar, welches, wo eine compacte Verdauungsdrüse vorhanden ist, diese überzieht. Phyllirhoë hat 2—6 (meistens 3) gesonderte, kugelige Acini, in denen auch peripher Eier, central Spermatozoen erzeugt werden und deren lange und dünne Ausführungsgänge sich zu einem Zwitterdrüsengang vereinigen (Fig. 343).

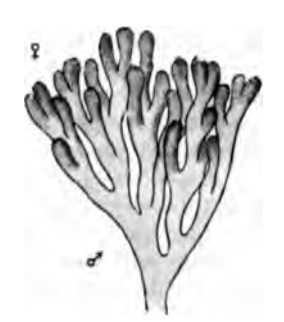



Fig. 329. **Theil der Zwitterdrüse von Oncidiopsis groenlandica,** nach PELSENEER, 1895 (Hermaphrod. Moll.). Der männliche Abschnitt, ♂, ist heller gehalten als der weibliche, ♀.

Bei der grossen Mehrzahl der Ascoglossen sind alle Acini der Geschlechtsdrüse hermaphroditisch.

Die Zwitterdrüse der Pteropoda (Tectibranchia natantia) liegt immer im oberen (dorsalen) Theil des Eingeweidesackes und ist bald ein traubiges, bald ein aus zusammenmündenden Röhrenfollikeln oder zusammengedrückten, dicht aneinander liegenden Fächern bestehendes Organ. Immer entstehen die Eier in dem peripheren Theil der Acini, Röhren oder Fächer, während die Spermatozoen in dem centralen, dem Aus-

führungsgang zugekehrten Theile sich bilden. Beide Abschnitte sind meist von einander durch eine Membran geschieden, welche die Eier durchbrechen müssen, um in den Zwittergang zu gelangen. Die Pteropoden scheinen übrigens protandrisch-hermaphroditisch zu sein, d. h. es werden zuerst die Spermatozoen und erst nachher die Eier gebildet, ein Verhalten, welches auch bei vielen anderen hermaphroditischen Mollusken beobachtet wurde.

3) Die Gonade (Hode, Ovarium) der Scaphopoden ist ein geräumiger, mit seitlichen Divertikeln versehener, langgestreckter Sack, welcher über dem After der Hinterseite des Körpers (Eingeweidesack) entlang in die Höhe steigt. In der Abtheilung der Solenopoden (Siphonodentalium etc.) erstreckt sich ein grosser Theil der Gonade in den Mantel hinein. Bei jungen Thieren ist die Gonade allseitig geschlossen, beim erwachsenen Thiere scheint ihre Wand mit der Wand der rechten Niere zu verschmelzen und in der so entstandenen Scheidewand durch Durchbruch eine Communication zwischen Gonade und rechtem Nephridium aufzutreten.

4) Die Gonade der Lamellibranchier stellt jederseits eine in der primären Leibeshöhle liegende, die übrigen Eingeweide umgebende und z. Th. zwischen sie eindringende Masse dar, welche aus reich verzweigten Schläuchen oder Lappen besteht. In einigen Fällen erstreckt sich die Gonade jederseits (Mytilidae) oder nur auf der rechten Seite (Anomiidae) in den Mantel hinein. In anderen (Axinus, Montacuta) buchtet sie die Leibeswand gegen die Mantelhöhle vor, in der Weise, dass verästelte Auswüchse vom Körper in die Mantelhöhle vorragen, welche in ihrem Innern die Gonadenschläuche enthalten.

Die meisten Lamellibranchier sind getrennt-geschlechtlich. Was den Hermaphroditismus der Muscheln anbetrifft, so giebt es 1) eine ganze hermaphroditische Gruppe: die hoch specialisirten Anatinaceen sind hermaphroditisch. 2) Es giebt Familien, die ganz hermaphroditisch sind oder mit einzelnen hermaphroditischen Gattungen: Cyrenidae, Tridacnidae, Poromyidae (hoch specialisirt), Entovalva (parasitisch) und Scioberetia (commensal auf Echinodermen). 3) Es giebt Gattungen mit einzelnen hermaphroditischen Arten: gewisse Arten der Gattungen Ostrea, Pecten, Cardium. 4) Gewisse sonst getrennt-geschlechtliche Arten sind gelegentlich hermaphroditisch: Anodonta, Mytilus. Der Hermaphroditismus scheint immer in dem Sinne incomplet zu sein, dass Spermatozoen und Eier nicht gleichzeitig, sondern gewöhnlich erstere früher zur Reife gelangen.

Besonders hervorgehoben zu werden verdient, dass gerade die ursprünglichsten aller lebenden Lamellibranchier, die Protobranchier, soweit bekannt, alle getrennt-geschlechtlich sind.

Bei den Anatinaceen und bei Poromya unter den Septibranchiern existirt jederseits eine männliche und eine von ihr vollständig getrennte weibliche Gonade, jede mit besonderem Ausführungsgang. Bei den übrigen hermaphroditischen Muscheln hingegen ist die jederseitige Geschlechtsdrüse eine Zwitterdrüse mit nur einem Ausführungsgang; doch bei vielen Formen liefern ganz bestimmte Partien dieser Zwitterdrüse bloss Spermatozoen, andere dagegen bloss Eier. Bei den Cyrenidae (Cyclas) sind die männlichen und weiblichen Theile der Gonade deutlich von einander geschieden, besitzen aber noch einen gemeinsamen Ausführungsgang.

Die Eibildung, die in letzter Zeit bei Cyclas sehr genau untersucht wurde, geht bei dieser Form in folgender Weise vor sich. Nur in einer

Aussackung der hermaphroditischen Keimdrüse werden Eier erzeugt, alle übrigen Abschnitte liefern Spermatozoen. Die Ureier, anfangs zwischen den übrigen Zellen des Follikelepithels gelegen, drängen sich gegen den Hohlraum des eibildenden Säckchens vor und umkleiden die frei vorragende Partie der Eizelle sofort mit einer Membran, die also ein Product der Eizelle selbst ist. Unterdessen wächst das Ei und belädt sich mit Nahrungsdotter auf Kosten der angrenzenden Follikelzellen, die ihren Inhalt an die Eizelle abgeben. Das weiter in den freien Raum hinausdrängende Ei hängt schliesslich mit dem Follikelepithel nur noch durch einen dünnen Stiel zusammen. An dieser Stelle fehlt eine Eimembran und hier liegt, wenn die Eizelle sich abgelöst hat, indem der Stiel durchreisst, die Micropyle (Fig. 330).

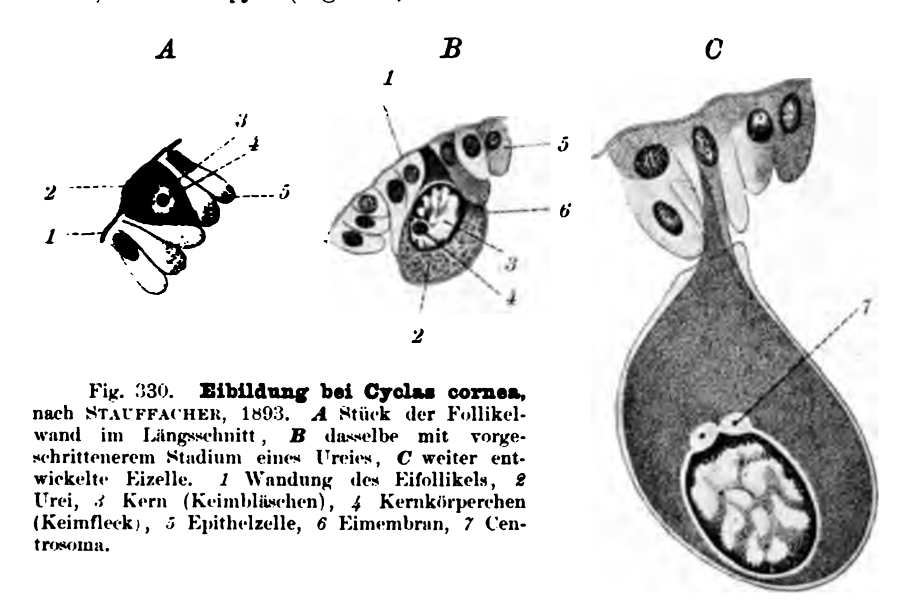



Fig. 330. **Eibildung bei Cyclas cornea,** nach STAUFFACHER, 1893. *A* Stück der Follikelwand im Längsschnitt, *B* dasselbe mit vorgeschrittenerem Stadium eines Ureies, *C* weiter entwickelte Eizelle. *1* Wandung des Eifollikels, *2* Urei, *3* Kern (Keimbläschen), *4* Kernkörperchen (Keimfleck), *5* Epithelzelle, *6* Eimembran, *7* Centrosoma.

5) Die Cephalopoden sind durchgängig getrennt-geschlechtlich. Dass ihre Gonadensäcke einen Theil der secundären Leibeshöhle darstellen, mit der sie in offener Communication stehen, wurde schon erörtert.

Es findet sich immer eine einzige unpaare Gonade, welche überall im obersten Theile des Eingeweidesackes liegt. Sie stellt einen verschieden gestalteten Sack dar (eine Bauchfelltasche oder eine Genitalkapsel), welcher allseitig von einem häufig in grosser Ausdehnung wimpernden Epithel ausgekleidet ist, das nichts anderes als Peritonealepithel der secundären Leibeshöhle ist. Aber nicht an der ganzen Wand des Gonadensackes liefert dieses Peritonealepithel das Keimlager, sondern nur an der vorderen, der Schale zugekehrten Seite. Hier bildet das Keimlager das, was man als Eierstock oder Hode im engeren Sinne bezeichnet, und man sagt dann, dass der Eierstock oder der Hode in eine Bauchfelltasche, oder in eine Ovarialkapsel, oder in eine Hodenkapsel eingeschlossen sei, oder in sie vorspringe oder hineinhänge. In Wirklichkeit aber ist der ganze Apparat eine Gonade, in welcher die Bildungsstätte der Fortpflanzungszellen auf die vordere Wand localisirt ist.

So erklärt es sich, dass Hode und Ovarium scheinbar nicht eigene Ausführungsgänge besitzen, sondern vielmehr ihre Geschlechtsproducte zuerst in die Hoden- resp. Ovarialkapsel entleeren, von wo sie durch die Ausführungsgänge dieser letzteren (Eileiter, Samenleiter) nach aussen, d. h. in die Mantelhöhle entleert werden. Da aber in Wirklichkeit die ganze Gonadentasche der Geschlechtsdrüse einer Schnecke oder einer Muschel entspricht, so fallen die Fortpflanzungsproducte auch nur in die Höhle dieser Geschlechtsdrüse (Hoden-, Ovarialkapsel) und werden von da durch Eileiter oder Samenleiter nach aussen entleert, welche vollständig den Ei- und Samenleitern der Gastropoden, Lamellibranchier und Chitoniden entsprechen.

Es existirt aber noch eine andere Communication der Gonadenhöhle mit der Aussenwelt, denn es steht ja bei den Cephalopoden die Gonadenhöhle mit dem übrigen Theil der secundären Leibeshöhle in offener Communication, mag derselbe als Visceropericardialhöhle geräumig (Decapoden) oder als Wasserkanalsystem sehr eingeengt sein (Octopoden). Dieser andere Theil der Leibeshöhle steht aber seinerseits durch die Nephridien mit der Mantelhöhle in Verbindung.

Einmal communicirt somit die Gonadenhöhle durch die Eileiter resp. Samenleiter direct mit der Mantelhöhle, ein andermal indirect durch Vermittelung 1) der Visceropericardialhöhle oder des Wasserkanalsystems, und 2) der Nephridien. Dieser zweite Communicationsweg wird jedoch nie zur Entleerung der Geschlechtsproducte benutzt.

Das weibliche Keimlager, Ovariallager (Eierstock im engeren Sinne) findet sich immer an der vorderen Wand der Gonade und zeigt sehr verschiedene Bauverhältnisse (Fig. 331). Wir können immer 1) die Eier und 2) die eiertragende Gonadenwand unterscheiden. Die Eier sind gestielt und ragen von der eiertragenden Wand in den Hohlraum der Gonade (in die Höhle der Ovarialkapsel) vor. Bei den grössten und ältesten Eiern ist das Ei von einem Follikelepithel umgeben und dieses selbst wieder von dem allgemeinen Epithel der Gonadenwand, welches auch die Stiele überzieht. Jedes Ei hat einen besonderen Stiel. Die jüngsten Eier ragen wie Höcker an der eiertragenden Wand vor, sie werden gestielt, indem sie wachsen, aus der eiertragenden Wand hervorquellen und mit ihr durch einen Strang in Verbindung bleiben. (Es herrschen also ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Chiton.) Sind die Eier reif, so fallen sie unter Platzen der Follikel in die Gonadenhöhle und gelangen von da durch die Eileiter nach aussen.

Bei Eledone (Fig. 312, p. 341) ist die ganze Gonadenwand mit Ausnahme der hinteren Fläche eiertragend und mit einfach gestielten Eiern besetzt. Auch bei Argonauta (Fig. 331 A) und Tremoctopus ist die ganze Ovarialkapsel mit Ausnahme der hinteren Wand eiertragend, aber die eiertragende Fläche springt (zum Zwecke der Oberflächenvergrösserung) in Form zahlreicher, ziemlich verzweigter Bäumchen in die Gonadenhöhle vor. An den Stämmen, Aesten und Zweigen sitzen die einfach gestielten Eier. Bei Parasira (Tremoctopus) catenulata Steenstrp. ist ein centraler Hof von über einem Dutzend grösseren Eierbäumchen von einem Kranze kleinerer Bäumchen umgeben. Bei Octopus erhebt sich auf der vorderen Wand der Gonade ein einziger, aber überaus reich verzweigter Eierbaum (B). Bei Sepia, Sepiola, Rossia wölbt sich die eiertragende Fläche in Form eines Wulstes auf der vorderen Gonadenwand vor. Dieser Wulst wird bei Loligo zu einer vorspringenden, schmalen Falte, deren freier Rand sich in Filamente fortsetzt, die allseitig mit einfach gestielten

Eiern besetzt sind. Bei den Oegopsiden (Ommastrephes [Fig. 331 C], Onychoteuthis, Thysanoteuthis) bleibt der Eierträger nur noch an seinem unteren und oberen Ende an der Gonadenwand suspendirt und durchzieht im übrigen als ein allseitig freier, allseitig mit gestielten Eiern besetzter, spindelförmiger Körper die Gonadenhöhle.

Nautilus unterscheidet sich von allen anderen Cephalopoden dadurch, dass das Ovarium einen besonders abgegliederten Sack des hier sehr stark entwickelten Gonadentheiles des Coeloms darstellt (Fig. 310, p. 340). Wie bei Eledone sind auch hier die Eier einfach gestielt; aber um die eiertragende Gonadenwand hat sich das umgebende Coelomepithel ringsum als Falte erhoben und so eine abgegliederte, sackförmige Partie der Gonadenhöhle (die Gonadenhöhle als Ganzes entspricht der Ovarialkapsel der anderen Cephalopoden) gebildet, deren innere Auskleidung, das Keimepithel, sich an der ventral gerichteten Mündung des speciellen Ovarialsackes unmittelbar in das Endothel der Gonadenhöhle, d. h. des Coeloms fortsetzt. Dieses Endothel überzieht zunächst als äussere Wandung den Ovarialsack und geht dann in mehrere Ligamente über, durch die der Sack im Coelom (in der Gonadenhöhle) befestigt ist. Die Verhältnisse sind ganz ähnlich, wie sie für den Hoden weiter unten beschrieben werden.

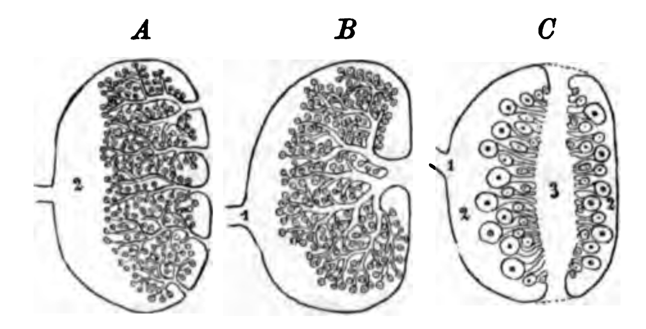



Fig. 331. *A, B, C* **Drei Schemata weiblicher Gonaden von Cephalopoden.** *A* **Typus Argonauta.** *B* **Typus Octopus.** *C* **Typus Ommastrephes.** *1* Mündung des Eileiters in die Gonade, *2* Gonadenhöhle (ein Abschnitt der secundären Leibeshöhle), *3* Eierträger.

Bei Octopus und Eledone stehen alle Eier in einem und demselben Ovarium auf dem nämlichen Reifestadium.

Eigenthümlich ist eine Umbildung des Follikelepithels bei den der Reife nahen Ovarialeiern der Cephalopoden. Dasselbe erfährt nämlich eine ausserordentliche Oberflächenvergrösserung, die dadurch zum Ausdruck kommt, dass es in Form zahlreicher, bald netzförmig verbundener, bald neben einander in der Längsrichtung des Eies verlaufender Falten tief in den Eidotter des von ihm umschlossenen Eies vordringt. Vielleicht steht diese Einrichtung mit der Ernährung des Eies in Zusammenhang.

Das männliche Keimlager (Keimkörper, Hode im engeren Sinne) stellt ein verschieden gestaltetes (oft kugeliges oder eiförmiges), compactes Organ dar, welches gewöhnlich frei in der Gonadenhöhle liegt, an deren vorderer Wand durch ein dünnes Ligament (Mesorchium), in welchem die Genitalarterie verläuft, aufgehängt. Der Keimkörper ist

überall von Epithel überzogen, welches sich über das Mesorchium in das Epithel der Gonadenwand (Endothel der Hodenkapsel) f An der vom Mesorchium abgewandten Oberfläche des Keimkörpe eine trichterförmige Vertiefung (Fig. 332 A), gegen welche vo Seiten die den männlichen Keimkörper bildenden, röhrenförmigen kanäle convergiren, um in sie auszumünden. In den Hodenk zwischen denen nur spärliches Bindegewebe vorkommt, entstel Spermatozoen und werden darauf durch die gemeinsame Vertief welche die Hodenkanäle münden, in die Gonadenhöhle beförd von da durch den Samenleiter nach aussen. Die Hodenkanäle ursprünglich ein mehrschichtiges Keimepithel, welches die Sperm liefert und welches an der gemeinsamen Mündung in das äussere des männlichen Keimkörpers, somit in das Epithel des Gonade übergeht.

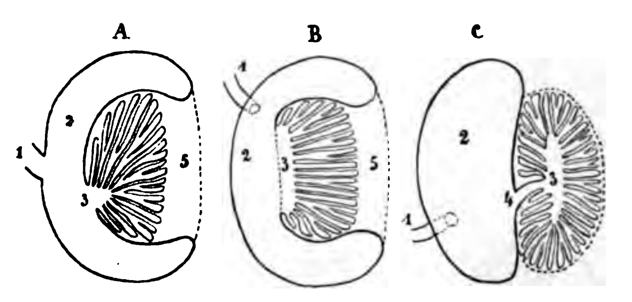



Fig. 332. *A*, *B*, *C* **Drei Schemata männlicher Gonaden von Cepha** *A* **Gewöhnlicher Typus.** *B* **Loligo.** *C* **Sepia.** *1* Samenleiter, *2* Gona *3* gemeinsamer Raum, in welchen die Hodenkanälchen münden und welcher si wieder in die Gonadenhöhle öffnet, bei Sepia *C* durch Vermittelung eines F *5* Aufhängeband des männlichen Keimkörpers an der vorderen Gonadenwand.

Diese Schilderung gilt für den männlichen Keimkörper der Cephalopoden. Loligo (B) weicht insofern ab, als die trichte Oeffnung, in welche alle Hodenkanälchen einmünden, ersetzt is eine Längsfurche, in welche, von allen Seiten her convergire Hodenkanälchen ausmünden. Bei Sepia (C) findet sich kein Au band des Keimkörpers, sondern letzterer liegt unmittelbar vor der v Wand der Gonade, also nicht in der Gonadenhöhle suspendirt, ausserhalb dieser Höhle. Der Keimkörper besitzt hier einen c Gang, in welchen die von allen Seiten convergirenden, d. h. mi auf den Gang radiär gestellten Samenkanälchen einmünden. Dies öffnet sich selbst wieder durch einen Ausführungskanal (Fig. 33 in die Gonadenhöhle, aus welcher der Samenleiter die Spermatozo aussen leitet.

Die Spermatozoen der Mollusken haben die so weit ver Stecknadelform. Bei zahlreichen Prosobranchierarten kommen be und demselben Individuum zwei verschiedene Formen von Sperm vor, die als haarförmige und wurmförmige bezeichnet sind. Man hat diese Erscheinung bald im Sinne eines sich entwic Hermaphroditismus, bald im Sinne eines verloren gegangenen phroditismus deuten wollen, wobei die wurmförmigen Spermato ersteren Falle als beginnende Eier, im letzteren Falle als Rudime

Eiern betrachtet wurden. Doch fehlt durchaus eine sichere Grundlage für solche Ansichten. Für die wurmförmigen Spermatozoen von Paludina wurde festgestellt, dass sie während ihrer Entwickelung den Kern vollständig verlieren, was insofern nicht erstaunlich ist, als sie bei der Befruchtung keine Rolle spielen. Ihre eigentliche Bedeutung ist aber durchaus unaufgeklärt; nur soviel erscheint wahrscheinlich, dass sie bei den Bildungsvorgängen der haarförmigen Spermatozoen irgend einen Einfluss ausüben.

Was die Frage anbetrifft, ob bei den Mollusken der hermaphroditische oder der getrennt-geschlechtliche Zustand der ursprüngliche sei, so ist die Wahrscheinlichkeit für die letztere Alternative grösser. Von den 5 Klassen der Mollusken sind zwei durchwegs getrennt-geschlechtlich: die Scaphopoden und Cephalopoden. Unter den Amphineuren sind die Chitoniden, die wir im Anschluss an neuere Forscher für weniger specialisirt als die Solenogastren halten, getrennt-geschlechtlich. Unter den Lamellibranchiern herrscht bei den mit Recht als ursprünglich geltenden Protobranchiern (wenn wir ganz davon absehen, dass überhaupt die meisten Muscheln getrennt-geschlechtlich sind) Trennung der Geschlechter. Unter den Gastropoden sind die Prosobranchier getrennt-geschlechtlich, speciell auch die Diotocardier, die mit Recht allgemein als die niedersten und am wenigsten specialisirten Schnecken gelten.

Wenn der hermaphroditische Zustand in der That einem getrennt-geschlechtlichen nachgefolgt ist, so spricht manches dafür, dass er sich beim weiblichen Geschlecht festgesetzt hat. So bewahrt die weibliche Geschlechtsöffnung immer die ursprüngliche Lage, während die männliche sich an einer neuen Stelle bildet; ferner, wenn bei einer hermaphroditischen Form zufällig einmal ein eingeschlechtlicher Zustand auftritt, ist es durchwegs der weibliche.

Im Allgemeinen herrscht bei den Mollusken Protandrie, indem die Spermatozoen zuerst reif werden oder die Zwitterdrüse sich zuerst nur als Hoden entwickelt. Es kommt auch vor, dass ein Individuum sich zunächst als Männchen, dann als Hermaphrodit, dann als Weibchen verhält (siehe oben Acmaea); bei einigen Limaciden tritt die umgekehrte Reihenfolge, also verbunden mit Protogynie, auf.

b) **Die Leitungswege.** Auf den Modus der Ausleitung der Geschlechtsproducte, welcher bei den Amphineuren, Scaphopoden, Lamellibranchiern besteht, brauchen wir nicht zurückzukommen, da die betreffenden wichtigen Verhältnisse schon im allgemeinen Theil dieses Abschnittes, z. Th. auch schon im Abschnitt „Nephridialsystem“ besprochen worden sind. Wir haben es hier somit nur mit den z. Th. sehr complicirten Leitungswegen der Gastropoden und Cephalopoden zu thun.

1) Gastropoda. Es wurde in der ersten Auflage dieses Lehrbuches als eine blosse Suggestion an der Stelle der Gedanke ausgesprochen, dass möglicherweise die auf der rechten Seite des Enddarmes liegende Geschlechtsöffnung der Monotocardier, sowie der Geschlechtsweg dieser Formen der rechten Nierenöffnung, resp. der rechten Niere der Diotocardier entspreche. Damals war die Frage noch vollständig offen,

ob die Niere der Monotocardier aus der rechten oder aus der linken Niere der Diotocardier hervorgegangen sei. Seither haben die Befunde, speciell die embryologischen, zu Gunsten jener Auffassung entschieden, die in dem einzigen Nephridium der Monotocardier das linke der Diotocardier erblickt, und damit ist die oben erwähnte Suggestion zu einer wohlbegründeten Annahme geworden, für die sich auch directe Beweise ergeben, insofern bei Paludina thatsächlich die ursprünglich (vor der Torsion) linke Niere zum Theil sich als Geschlechtsweg erhält. Mit Bezug auf die Ausleitung der Geschlechtsproducte bei den Diotocardiern verweisen wir sodann auf die näheren Darlegungen beim Abschnitt: Nephridien und wiederholen nur, dass die neueren Angaben sich darin einigen, dass bei allen Diotocardiern, ausgenommen die Neritaceen, die Geschlechtsproducte durch die Niere, und zwar ausschliesslich die rechte, entleert werden.

Bei den Pulmonaten und Opisthobranchiern ist die Geschlechtsöffnung aus der Mantelhöhle hinausgerückt und hat sich, wohl in Zusammenhang mit der Ausbildung der Begattungsapparate, weit nach vorn an die rechte Seite des Nackens verschoben. Sie ist in Folge dessen bei weiteren Lageveränderungen des Pallialcomplexes, ja des ganzen Eingeweidesackes, nicht nothwendigerweise betheiligt, und wir werden verstehen, weshalb bei Daudebardia und Testacella die gemeinsame Geschlechtsöffnung, bei Oncidium die männliche Geschlechtsöffnung weit vorn auf der rechten Körperseite liegt, obgleich der Pallialcomplex ganz nach hinten verlagert ist.

Auch bei Opisthobranchiern liegt die einfache oder (secundär) doppelte, in einzelnen Fällen sogar dreifache Geschlechtsöffnung rechtsseitig am Körper vor dem After, ja vor der Niere. Diese Lage würde sich, wie uns scheint, nur unter der Voraussetzung einer Zurückverschiebung des Pallialcomplexes erklären lassen, an welcher die vom Pallialcomplex emancipirte Geschlechtsöffnung sich nicht betheiligte und so vor die zurückverlagerte After- und Nierenöffnung zu liegen kam. In der That kann ja jetzt eine solche Zurückverschiebung oder Detorsion des Pallialcomplexes für die Opisthobranchier aufs schönste dargethan werden.

---

Diotocardier. Wir wollen nur kurz die Neritaceen berühren, denen einzig unter den Diotocardiern besondere Leitungswege, sowie Begattungsapparate zukommen. Es existiren allerdings Angaben, wonach die verschiedensten Rhipidoglossen (Tiefseeformen) ein Begattungsorgan besitzen; doch bedürfen diese Fälle weiterer Aufklärung.

Bei den Neritaceen sind die Geschlechtswege im Allgemeinen sehr einfach gebaut; vom Hoden führt ein langer, aufgeknäuelter Samenleiter in einen erweiterten Endabschnitt, der in der Nähe des Afters nach aussen mündet. Ueber das Vorkommen eines besonderen, am Kopfe gelegenen, männlichen Begattungsorganes, Penis, weichen die Angaben sehr von einander ab. An entsprechender Stelle, wie die männliche, liegt die weibliche Geschlechtsöffnung, die in einen Eileiter führt, dessen Endabschnitt drüsig verdickte Wände zeigt und als Uterus bezeichnet wird. Gleich hinter der Geschlechtsöffnung mündet in den Uterus ein sackförmiges Gebilde (Receptaculum seminis, Fig. 333). Von grossem Interesse ist das durch neuere Untersuchung festgestellte Verhalten des weiblichen Geschlechtsapparates von Neritina fluviatilis, der eine Complication zeigt, wie sie sonst nirgends bei eingeschlechtlichen Mol-

lusken angetroffen wird, wie wir sie vielmehr nur beim weiblichen Geschlechtsabschnitt gewisser Hermaphroditen wieder finden werden. Der Eileiter, der noch weitere Differenzirungen aufweist, die wir der Uebersichtlichkeit wegen übergehen, theilt sich in einiger Entfernung von der Zwitterdrüse in 2 Aeste; der eine Ast führt in einen Uterus mit drüsig verdickten Wandungen; in der Nähe der äusseren Mündung öffnet sich in denselben ein Divertikel, dessen Bedeutung unbekannt ist; der andere Ast aber mündet getrennt in der Nähe des ersten Ganges und des Anus nach aussen; ihm sitzen 2 Ausbuchtungen, Samenbehälter, an und sein Endabschnitt ist als Vagina zu bezeichnen. So haben wir hier die vollständige Trennung des weiblichen Geschlechtsweges in einen die Eier ausleitenden und einen zur Begattung dienenden, das Sperma aufnehmenden Abschnitt, Verhältnisse, die an diejenigen anderer Wirbellosen (Trematoden, Lepidopteren) erinnern (Fig. 334). Beim Männchen von Neritina fluviatilis ist mit dem erweiterten Endabschnitt des Vas deferens noch eine stark entwickelte Anhangsdrüse in Verbindung.

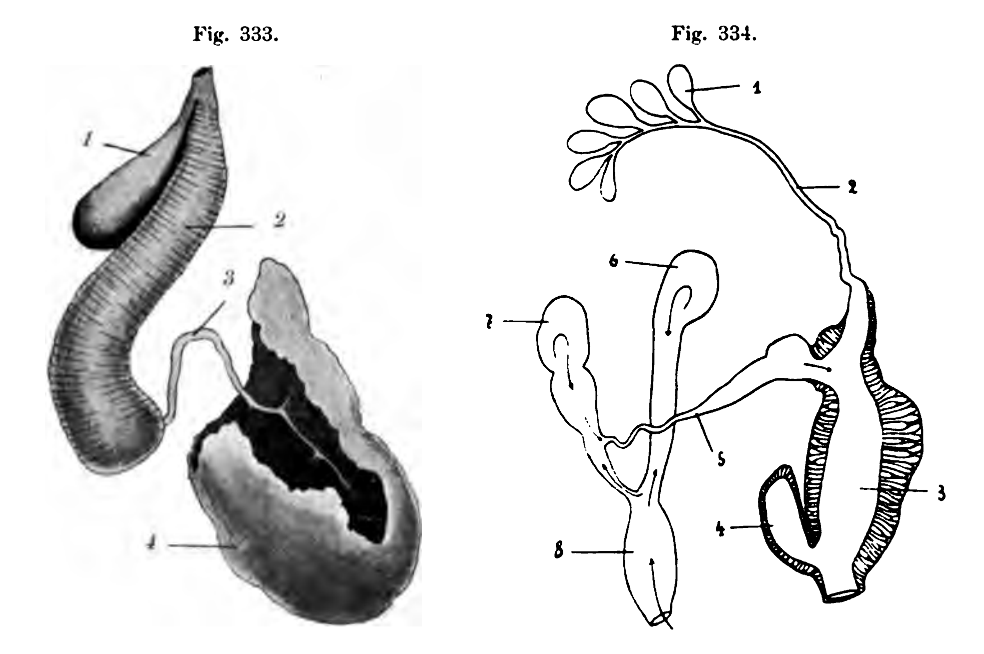



Fig. 333. **Geschlechtsorgane des Weibchens von Nerita ornata**, nach HALLER, 1894. *1* Receptaculum seminis, *2* Uterus, *3* Eileiter, *4* Ovarium.

Fig. 334. **Geschlechtsorgane des Weibchens von Neritina fluviatilis**, schematisch, nach GILSON, 1896. *1* Ovarium, *2* Oviduct, *3* Uterus, *4* Divertikel (Schalendrüse?), *5* Verbindungsgang zwischen oviducalem und copulatorischem Abschnitt des Geschlechtsweges, *6* und *7* Samenbehälter (Bursa copulatrix, Receptaculum seminis), *8* Vagina. Die Pfeile deuten den muthmaasslichen Weg der Spermatozoen an.

Monotocardia. Mit Ausnahme einiger Familien (Janthinidae, Solariidae, Scalariidae, Capulidae, Hipponycidae, Melaniidae, Cerithiidae, Turritellidae, Vermetidae) besitzen die Monotocardier im männlichen Geschlechte einen Begattungsapparat oder Penis. Dieser Penis findet sich nicht an der Stelle, wo ursprünglich die Geschlechtsöffnung liegt, nämlich

nicht in der Mantelhöhle. Hier könnte er nicht functioniren. Er findet sich in der That in freier Lage auf der rechten Seite des Kopfes oder Nackens (Fig. 116, p. 107) als ein dehnbarer, frei vorragender, oft ansehnliche Dimensionen erreichender, musculöser Anhang. Trotzdem verharrt die männliche Geschlechtsöffnung bei sehr vielen, vielleicht den meisten Monotocardiern an der ursprünglichen Stelle in der Mantelhöhle rechts neben dem Rectum. Von dieser Oeffnung an aber zieht dann eine wimpernde Furche am Boden der Athemhöhle und auf der rechten Seite des Nackens nach vorn gegen die Basis des Penis, um sich an diesem ebenfalls als eine tiefe Furche bis an seine Spitze fortzusetzen. In dieser Furche wird der Samen von der Geschlechtsöffnung zum Penis geleitet. Diese Furche kann sich theilweise schliessen oder aber, und dies ist bei einem Theil der Taenioglossen und fast allen Stenoglossen der Fall, sie schliesst sich vollständig zu einem Kanal, und dann wird der Penis zu einem hohlen Rohr, in welches der Samenleiter einmündet. Dann ist die äussere Geschlechtsöffnung von ihrer ursprünglichen Stelle weit nach vorn verlagert. Der aus dem Hoden entspringende Samenleiter verläuft meist unter Bildung von Windungen der Spindelseite der Schale entlang. Besondere Anhangsorgane fehlen dem Vas deferens, höchstens dass es in seinem Verlaufe sich zu einer sogenannten Samenblase erweitert.

Im weiblichen Geschlecht verbleibt die Genitalöffnung in der Mantelhöhle, wo sie rechts neben dem Enddarm hinter dem After liegt. Der Leitungsweg bleibt im Allgemeinen ziemlich einfach, er weist gewöhnlich folgende aufeinander folgende Abschnitte auf: 1) einen aus dem Ovarium entspringenden Eileiter (Oviduct), der sich in seinem Verlaufe zu einem oder mehreren Samenbehältern (Receptacula seminis) ausbuchten kann. Der Eileiter setzt sich in einen erweiterten Abschnitt mit dicker, drüsiger Wand fort, den Uterus, in welchem die Eier mit Eiweiss ausgestattet werden und ihre Schale bekommen. Der Uterus mündet durch Vermittelung einer kurzen, musculösen Scheide (Vagina) an der weiblichen Geschlechtsöffnung nach aussen. In einigen Fällen, z. B. bei Paludina, kommt eine gesonderte, in den Eileiter mündende Eiweissdrüse vor.

Bei den zwitterigen Prosobranchiern (Valvata, einige Marseniaden: Marsenina, Oncidiopsis) ist eine Zwitterdrüse vorhanden. Aus dieser Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, der sich dann in ein Vas deferens und in einen Oviduct spaltet. Das Vas deferens verläuft, so wie im männlichen Geschlecht der getrennt-geschlechtlichen Prosobranchier, zum Penis, der Oviduct zu der weiblichen Geschlechtsöffnung. Beide Leitungswege weisen grössere Complicationen (Anhangsdrüsen etc.) auf als bei den übrigen Prosobranchiern.

Opisthobranchia und Pulmonata. Die Leitungswege gestalten sich hier ausserordentlich complicirt, sowohl durch Gliederung in aufeinander folgende Abschnitte, als durch Ausbildung von verschiedenen Anhangsorganen.

Wir wollen die Darstellung, die sich nur auf die wichtigsten Punkte erstrecken kann, beginnen mit einem bei den Cephalaspiden unter den Tectibranchiern verbreiteten Typus.

I. Die Zwitterdrüse hat einen einzigen, ungetheilten Ausführungsgang, welcher durch eine einzige Geschlechtsöffnung nach aussen mündet. Aus dieser Oeffnung treten die befruchteten Eier direct nach aussen, während die Spermatozoen von dieser Oeffnung in einer

wimpernden, in der Mantelhöhle verlaufenden Samenfurche zu dem in geringerer oder grösserer Entfernung vor der Geschlechtsöffnung weit vorn in der Nähe des rechten Tentakels befindlichen Penis befördert werden.

Denken wir uns den Hoden eines männlichen Monotocardiers zu einer Zwitterdrüse umgewandelt, das Vas deferens zu einem Zwittergang, so würde im Wesentlichen der eben skizzirte Zustand hergestellt sein.

Als Beleg für diesen Zustand wählen wir Gastropteron (Fig. 335). Andere Cephalaspiden (Doridium, Philine, Scaphander, Bulla, Acera, die Aplysiidae, die Peltidae, die Umbrellidae) und sämmtliche Pteropoda mit Ausnahme von Cavolinia longirostris, deren Geschlechtsapparat nach dem Typus II gebaut ist, verhalten sich ganz ähnlich.

Aus der im hinteren Körpertheil zwischen den Leberlappen liegenden Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, welcher nach längerem, gewundenem Verlauf in einen kurzen, sehr stark erweiterten Endabschnitt einmündet, der als Uterus oder Geschlechtskloake bezeichnet wird. Diese Geschlechtskloake mündet vor der Kiemenbasis durch die Geschlechtsöffnung nach aussen. In die Kloake münden: 1) der gemeinsame Ausführungsgang von 2 Drüsen, von denen die eine als Eiweissdrüse die Eier mit Eiweiss versorgt, während die andere, die Nidamental- oder Schalendrüse, die äussere schützende Hülle der Eier liefert; 2) der Ausführungsgang einer kugeligen Blase (Receptaculum seminis, SWAMMERDAM's Blase), welche bei der Begattung die Spermatozoen aufnimmt. Von der ungefähr in der Mitte der Körperlänge rechtsseitig liegenden Geschlechtsöffnung setzt sich die Samenrinne nach vorn zum Penis fort. Dieser letztere ist in eine besondere Scheide eingeschlossen, aus welcher er vorgestreckt und in welche er durch einen Rückziehmuskel zurückgezogen werden kann. In den Penis mündet eine als Prostata bezeichnete Drüse. Der Penis liegt rechts vorn am Körper an der Grenze von Kopf und Fuss. Seine Scheide liegt im Ruhezustande in der Kopfhöhle neben der Buccalmasse.

Die ausserordentlich complicirten Verhältnisse des Leitungsapparates von Aplysia

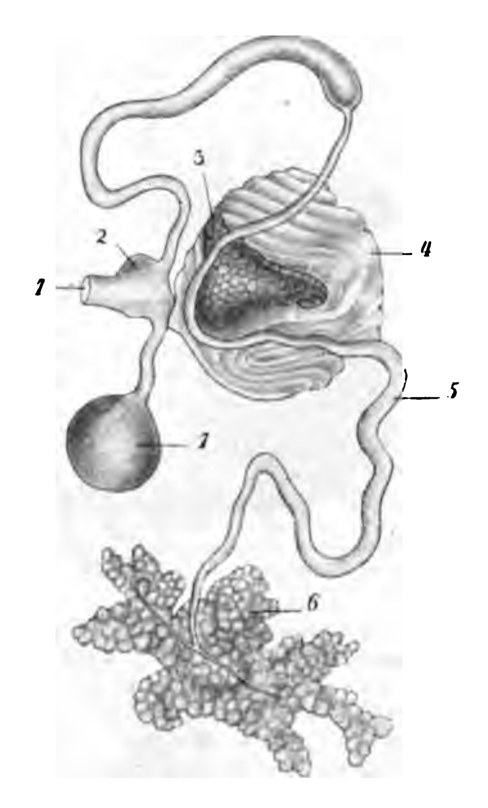



Fig. 335. **Geschlechtsorgane von Gastropteron Meckelii**, nach VAYSSIÈRE, 1880. Samenfurche und Penis sind nicht gezeichnet. *1* Gemeinsame Geschlechtsöffnung, *2* Geschlechtskloake, *3* Eiweissdrüse, *4* Nidamentaldrüse, *5* Zwittergang, *6* Zwitterdrüse, *7* Receptaculum seminis.

und Acera sind von den hier besprochenen nicht wesentlich verschieden. Der Zwittergang macht, in der Gegend der Eiweissdrüse angelangt, eine auf sich selbst zurücklaufende Schlinge, deren beide Schenkel in spiraligen Windungen die Eiweissdrüse umfassen. Der Penis ist ohne Prostata.

Sehr wichtig ist, dass bei einer an der Wurzel des Pulmonatenstammes stehenden Familie, bei den Auriculiden, ganz entsprechende einfache Verhältnisse des Geschlechtsapparates vorkommen wie bei genannten Tectibranchiern. Aus der Zwitterdrüse führt ein Zwittergang, der Anhangsdrüsen in verschiedener Zahl und Ausbildung zeigt, zu der gemeinsamen Geschlechtsöffnung, die ausserhalb der Mantelhöhle, aber in der Nähe des Athemloches liegt; von hier geht eine flimmernde Samenrinne auf der rechten Körperseite nach vorn zum Penis. An ihrem Ende öffnet sich ein kurzer Gang, der das Sperma aufnimmt und von innen in den durchbohrten Penis überträgt. Ein Receptaculum seminis mündet in der Nähe der hermaphroditischen Oeffnung in den Endabschnitt des Zwitterganges. Dieser selbst kann sich in seinem distalen Theile durch eine innere Falte unvollständig in einen männlichen und weiblichen Gang theilen, kann zu einem Spermoviduct werden (Fig. 336). Bei Auricula myosotis ist die Differenzirung etwas weiter gegangen. Es zieht allerdings noch eine äusserlich sichtbare Furche von der gemeinsamen Geschlechtsöffnung zum Penis; am Grunde derselben liegt aber ein geschlossener Samenkanal, der das Sperma an der hermaphroditischen Oeffnung aufnimmt und zum Penis führt. Bei diesen Auriculiden treffen wir also auch, wenn wir von der Zwittrigkeit absehen, dieselben Verhältnisse wie bei den männlichen Monotocardiern.

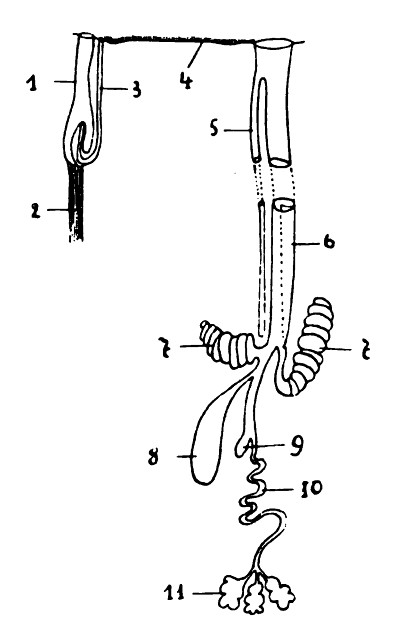



Fig. 336. **Geschlechtsorgane von Pythia scarabeus (Auriculidae)**, nach PLATE, 1897. *1* Penis, *2* Retractor des Penis, *3* Vas deferens, *4* Flimmerrinne, *5* Receptaculum seminis, *6* Spermoviduct, *7* Eiweissdrüsen, *8* birnförmiger Anhang, *9* Vesicula seminalis, *10* Zwittergang, *11* Zwitterdrüse.

II. Typus. Aus der Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, der sich aber bald in zwei Gänge theilt: 1) in das Vas deferens oder den Samenleiter und 2) in den Oviduct oder den Eileiter. Das Vas deferens geht zum männlichen Begattungsapparat, der Oviduct zur weiblichen Geschlechtsöffnung. Die männliche Oeffnung mit dem Penis liegt vor der weiblichen, von dieser gesondert, beide auf der rechten Seite, die männliche weit vorn am Kopf oder Nacken.

Diesen zweiten Typus könnte man sich aus dem ersten so entstanden denken, dass nicht nur der gemeinsame Ausführungsgang der Zwitterdrüse sich in einen männlichen und in einen weiblichen Kanal theilte, sondern sich auch in Fortsetzung des männlichen Kanales die Samenfurche zu einem Kanale schloss. Dafür sprechen thatsächlich die eben erwähnten Verhältnisse der Auriculiden unter den Pulmonaten.

Wie der Zwittergang beim II. Typus in einen männlichen und in einen weiblichen getheilt ist, so sind auch die Anhangsgebilde so vertheilt, dass die männlichen in das Vas deferens, die weiblichen in den Oviduct münden.

Zu diesem zweiten Typus gehören unter den Pulmonaten die Basommatophoren, ferner einzelne Daudebardiaarten (D. Saulcyi, hier liegen die beiden Oeffnungen dicht nebeneinander), die Oncidiiden und Vaginuliden. Bei diesen beiden letzteren Gruppen ist die weibliche Geschlechtsöffnung den an das Hinterende des Körpers verlagerten Theilen des ursprünglichen Pallialcomplexes gefolgt und liegt ganz hinten neben dem After. Die männliche Geschlechtsöffnung aber hat ihre Lage ganz vorn am Kopfe hinter dem rechten Kopftentakel beibehalten. So liegen hier die beiden Geschlechtsöffnungen an den entgegengesetzten Körperenden. Unter den Opisthobranchiern findet sich der zweite Typus bei Actaeon, Lobiger, Oscanius und anderen Pleurobranchiden (Tectibranchia) repräsentirt.

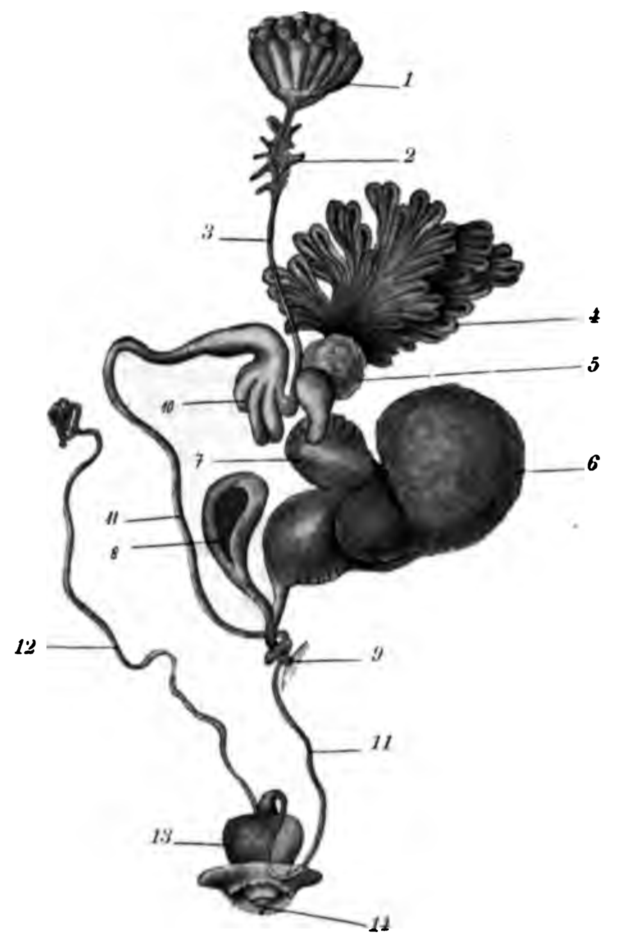



Fig. 337. **Geschlechtsorgane von Ancylus fluviatilis**, nach H. DE LACAZE-DUTHIERS, 1899. *1* Zwitterdrüse, *2* Aussackungen des Zwitterganges (Vesiculae seminales), *3* Zwittergang, *4* erste Anhangsdrüse des Oviducts (Eiweissdrüse), *5* erweiterte Partie, wo die Trennung in Samenleiter und Eileiter stattfindet und in welche die erste Anhangsdrüse des Oviducts einmündet, *6* zweite Anhangsdrüse des Oviducts (Schleimdrüse), 7 Oviduct mit 3 Erweiterungen, *8* Receptaculum seminis, *9* weibliche Geschlechtsöffnung, *10* Aussackungen des Samenleiters, *11* Samenleiter, *12* Flagellum, *13* Penis, *14* männliches Begattungsorgan (verge).

Als Beispiele wähle ich Limnaea stagnalis und Oncidiella celtica (Oncidium celticum).

Limnaea (Fig. 338 und 217 p. 221). Aus der hoch oben im Eingeweidesack der „Leber" eingelagerten Zwitterdrüse entspringt ein dünner Zwittergang, welcher sich bald in einen männlichen und einen weiblichen Gang spaltet. Der männliche Gang erweitert sich zunächst zu einem abgeplatteten Sack, dann zu einer grösseren birnförmigen Drüsenblase (Prostata). Aus dieser Blase setzt er sich als ein dünnes, langes Vas deferens fort, welches zum Theil in der Fussmusculatur verläuft und schliesslich in den männlichen Begattungsapparat einmündet. Dieser stellt nur das erweiterte, ausstülpbare und musculöse Ende des Vas deferens selbst dar. Das Vas deferens bildet zunächst einen kleinen Penisschlauch, und dieser ragt mit einer Papille in den darauf folgenden grossen Schlauch (Penisscheide) vor, welcher bei der Begattung nach aussen umgekrempelt wird. An den grossen Schlauch setzen sich Protractoren, an den kleinen Retractoren an; der kleinere allein tritt mit seiner Papille bei der Begattung in die Vulva ein.

In den weiblichen Gang mündet sofort nach seiner Trennung vom männlichen eine Eiweissdrüse ein. Dann wird er zu dem krausenartig gefalteten Uterus und setzt sich dann als Oviduct in einen grossen birnförmigen Körper fort, der sich bis zur weiblichen Geschlechtsöffnung zur Vagina verjüngt. In den Oviduct mündet eine seitliche Anhangsdrüse, die als Nidamentaldrüse bezeichnet worden ist, in die Vagina der Ausführungsgang des kugligen Receptaculum seminis.

Wir verweisen noch auf die Fig. 337, welche die Geschlechtsorgane von Ancylus fluviatilis, die jüngst wieder Gegenstand einer eingehenden Untersuchung waren, darstellt. In den Grundzügen stimmt der Bau derselben mit den bei der eben beschriebenen Form überein, und man wird sich deshalb ohne weitere Ausführungen an Hand der Figurenerklärung orientiren können. Der Penis ist freilich sehr abweichend gebaut, und trägt einen langen, hohlen, geisselförmigen Anhang, Flagellum, unbekannter Function, wie ein solcher bei manchen Stylommatophoren sich findet.

Oncidiella celtica (Oncidium celticum) (Fig. 339). Zwitterdrüse und weibliche Anhangsdrüsen liegen im hintersten Körpertheil zwischen den Leberlappen und den Darmwindungen. Aus der Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, welcher an einer Stelle ein seitliches Blindsäckchen trägt, das bei anderen Oncidiiden viel stärker entwickelt ist und als Vesicula seminalis bezeichnet wird. Der Zwittergang mündet in ein Organ von unregelmässiger Gestalt, das gewöhnlich als Uterus, besser als Spermoviduct bezeichnet wird. Im Innern des Spermoviductes grenzen zwei vorspringende Falten eine Rinne ab. Legen sich die Ränder der beiden Falten aneinander, so wird die Rinne zu einem Rohr. Diese Rinne verläuft von der Einmündungsstelle des Zwitterganges bis zur Austrittsstelle des Samenleiters aus dem Spermoviduct und dient nur zur Beförderung des Samens. Der übrige weitere Theil des Spermoviductes dient als Eileiter und Eireservoir, er trägt einen grossen, blindsackförmigen Anhang, in ihn münden die Ausführungsgänge der beiden vielfach gelappten Eiweissdrüsen und seiner Wandung liegt dicht ein weiteres Drüsenpaar auf.

Ein Vergleich mit Limnaea zeigt also, dass bei Oncidium die Trennung der männlichen und weiblichen Leitungswege sich nicht so weit erstreckt, wie bei Limnaea, indem das Vas deferens im Uterustheil des Leitungsweges nur unvollkommen als Rinne gesondert ist. Die vollständige Trennung erfolgt hier, wie bei den Landpulmonaten, erst am Ende des Spermoviductes. Der dünne Samenleiter (Vas deferens) tritt nach rechts in die Leibeswand ein, in welcher er der rechten



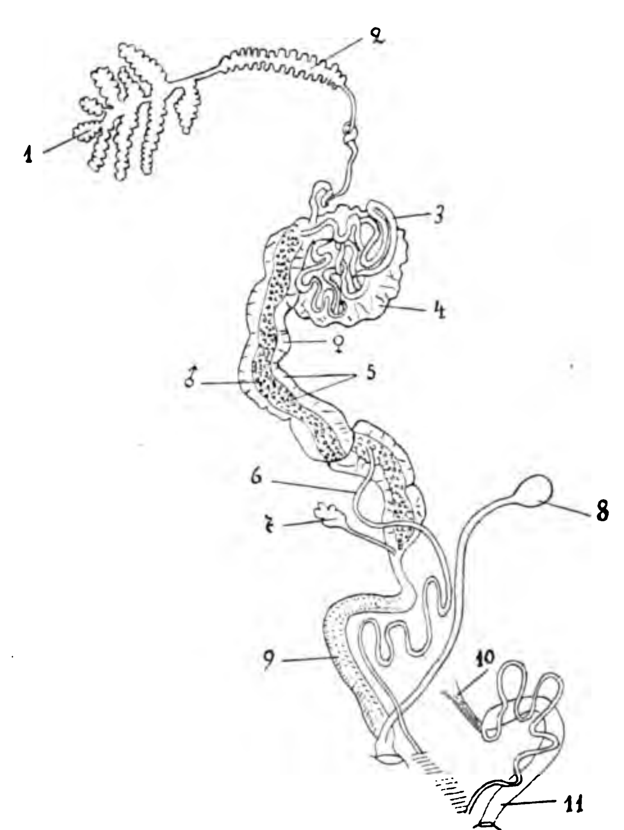
Fig. 338. Fig. 339.



Fig. 338. **Geschlechtsorgane von Limnaea stagnalis,** nach BAUDELOT, 1863. *1* Männliche Geschlechtsöffnung, *2* grosser Penisschlauch (Penisscheide), *3* Protractoren, *4* kleiner Penisschlauch, *5* Vas deferens, *6* Prostata, *7* abgeplattete Erweiterung des Vas deferens, *8* Zwittergang, *9* Zwitterdrüse, *10* Stück der Verdauungsdrüse (Leber), *11* Eiweissdrüse, *12* Nidamentaldrüse, *13* Uterus, *14* birnförmiger Körper, *15* Receptaculum seminis, *16* Vagina, *17* weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 339. **Geschlechtsorgane von Oncidiella celtica (Oncidium celticum),** combinirt nach der Darstellung von JOYEUX-LAFFUIE, 1882; etwas schematisirt, das Vas deferens nur zum Theil gezeichnet. *1* Männliche Geschlechtsöffnung, *2* Penisscheide (Praeputium), *3* Penispapille (Eichel), *4* Vas deferens, *5* Uterus (Spermoviduct), die Samenrinne im Uterus durch punktirte Linien angedeutet, *6* Uterusblindsack, *7* Eileiter und Vagina, *8* Coecalanhang, *9* Receptaculum seminis, *10* weibliche Genitalöffnung, *11* Eiweissdrüsen, *12* Blindsäckchen des Zwitterganges *13*, *14* Zwitterdrüse.

Längsfurche zwischen Fuss und Rücken entlang nach vorn verläuft, um vorn im Körper wieder in die primäre Leibeshöhle einzutreten, in derselben sich in sehr zahlreiche Windungen zu legen und schliesslich in den Begattungsapparat einzutreten. Dieser besteht wie bei Limnaea aus einer grösseren, ausstülpbaren Enderweiterung, in welche das Vas deferens in Form einer Papille (Eichel) vorragt. Durch Blutstauung wird diese als Penisscheide oder Praeputium bezeichnete Enderweiterung aus der Geschlechtsöffnung ausgestülpt, durch einen Retractor zurückgezogen. Bei anderen Oncidiumarten stellen sich weitere Complicationen im Bau des Leitungs- und Begattungsapparates ein, speciell bei dem letztgenannten durch das Auftreten einer accessorischen Penisdrüse und einer verschieden gestalteten, „knorpeligen“ Bewaffnung.




Der am Ende des Spermoviductes vom Vas deferens sich trennende Eileiter ist zugleich auch Vagina. Er stellt ein einfaches Rohr dar, welches sich rechts neben dem After durch die weibliche Geschlechtsöffnung nach aussen öffnet. Ungefähr in der Mitte seiner Länge steht er mit dem stielförmigen Ausführungsgang einer kugeligen Blase, des Receptaculum seminis (Bursa copulatrix) und mit einem langen, drüsigen Coecalanhang in Verbindung.

Fig. 340. **Geschlechtsorgane von Chilina dombeiana,** nach PLATE, Asymmetr. Moll., 1895. *1* Zwitterdrüse, *2* Zwittergang, *3* Eiweissdrüse (bandförmig), *4* sackförmiger Anhang des Spermoviductes, *5* Spermoviduct, ♂ männlicher, ♀ weiblicher Abschnitt desselben, *6* Vas deferens, *7* Vesicula seminalis, *8* Receptaculum seminis, *9* Vagina. *10* Retractor des Penis, *11* Penis.

In allen wesentlichen Punkten nach demselben Grundplan gebaut ist der Geschlechtsapparat von Chilina unter den Basommatophoren, weshalb wir auf eine nähere Erklärung desselben verzichten und nur auf die Fig. 340 verweisen. Wir führen dieses Beispiel deshalb an, weil der als Spermoviduct (Uterus) ausgebildete Theil, von dem Vas deferens und Eileiter abgehen, eine Eigenthümlichkeit von einiger Bedeu-

tung zeigt. Aeusserlich schon lassen sich am Spermoviduct der männliche und weibliche Leitungsweg, die also in diesem Abschnitt wie bei Oncidium auch nicht vollständig getrennt sind, unterscheiden, und es reicht nun der männliche Theil über die Abgangsstelle des Vas deferens hinaus bis zum Anfang der Vagina. Dieses Verhalten scheint in der That dafür zu sprechen, dass sich die getrennten männlichen und weiblichen Gänge aus einem einheitlichen, hermaphroditischen durch Spaltung gebildet haben und dass nicht umgekehrt der hermaphroditische durch Verschmelzung aus einem männlichen und einem weiblichen zu einem einheitlichen Gange geworden ist.

III. Ein dritter Typus findet sich bei der grossen Mehrzahl der Stylommatophoren unter den Pulmonaten, ferner bei den meisten Nudibranchiern und einigen Tectibranchiern (z. B. Pleurobranchaea). Aus der Zwitterdrüse entspringt ein Zwittergang, welcher sich wie beim zweiten Typus früher oder später in einen männlichen und in einen weiblichen Gang spaltet. Diese münden aber nicht mit getrennten äusseren Oeffnungen nach aussen, sondern vereinigen sich wieder in einem gemeinsamen Atrium genitale oder einer Geschlechtskloake. Man kann sich diesen dritten Typus aus dem zweiten so entstanden denken, dass sich die männliche und weibliche Geschlechtsöffnung einander genähert und schliesslich in einander geöffnet haben.

Als Beispiele wähle ich Helix pomatia und Pleurobranchaea Meckelii.

Helix pomatia (Fig. 341). Aus der Zwitterdrüse entspringt ein zickzackförmig gewundener, enger Zwittergang, welcher in den krausenförmigen, langgestreckten „Uterus“, besser Spermoviduct genannt, übergeht. Das gestreckte Band, welchem die gefaltete Uteruskrause der Länge nach aufsitzt, ist der Samenleitertheil, die Krause der weibliche Leitungstheil des sogenannten Uterus oder Spermoviductes. Der Samenkanal ist aber in Wirklichkeit nur eine Rinne des Spermoviductes, von dessen Hohlraum durch zwei gegenüberliegende vorspringende Falten, deren Ränder sich übereinander schieben, getrennt. Ein als Prostata betrachtetes, drüsiges Längsband begleitet den Samenleitertheil. Da, wo der Zwittergang in den Spermoviduct übergeht, mündet die ansehnliche, zungenförmige Eiweissdrüse. Am Ende des Spermoviducts trennen sich männlicher und weiblicher Leitungsweg vollkommen. Das dünne Vas deferens läuft in Windungen zum Begattungsapparat, der seinerseits in die Geschlechtskloake mündet. Der Begattungsapparat besteht aus dem vorstülpbaren Penis. Wo das Vas deferens in den Penis einmündet, trägt dieser einen langen, geisselförmigen, hohlen Anhang, das Flagellum, dessen Drüsenepithel vielleicht die Substanz der Spermatophorenhülle liefert. An der nämlichen Stelle setzt sich ein Rückziehmuskel des Penis an. Der kurze Oviduct mündet mit einem erweiterten Abschnitt in die Geschlechtskloake. Anhangsorgane des erweiterten Abschnittes sind: 1) das langgestielte, dem Spermoviduct eng anliegende, birnförmige Receptaculum seminis, dessen Stiel eine bisweilen rudimentäre seitliche Ausbuchtung aufweist, 2) zwei quastenförmige Organe, die fingerförmigen Drüsen, deren milchiges, Kalkconcretionen enthaltendes Secret wahrscheinlich zur Bildung der äusseren Eihülle beiträgt, 3) in unmittelbarster Nähe der Kloake der Pfeilsack, welcher einen spitzen, kalkigen Stab, den Liebespfeil, enthält, der

als Reizmittel bei der Begattung in die Gewebe des mitcopulirenden Individuums vorgestossen wird.

Die gemeinsame äussere Geschlechtsöffnung liegt in der Nackengegend hinter dem rechten Augententakel.




Fig. 341. **Anatomie von Helix pomatia,** nach LEUCKART, Wandtafeln. Die Schale ist entfernt, der Mantel auf die linke Seite gelegt, die Organe des Eingeweidesackes und Kopfes isolirt und auseinandergelegt. Links (in der Figur) die Geschlechtsorgane. *L* Verdauungsdrüse (Leber), *Zd* Zwitterdrüse, *J* Darm, *N* Niere, *V* Herzkammer, *M* Vormagen, *F* Fuss, *A* After, *Al* Mantelrand in der Gegend des Athemloches, *Mr* Rückziehmuskel, *G* Cerebralganglion, *Fl* Flagellum, *Sk* Schlundkopf (Pharynx), *P* Penis, *R* Fühlerretractor, *Ps* Pfeilsack, *Ad* fingerförmige Drüse, *Vd* Vas deferens, *X* seitliche Ausbuchtung des Stieles des Receptaculum seminis *Rs*, *Od* Eileitertheil des Uterus, *Ed* Eiweissdrüse, *Zg* Zwittergang.

Pleurobranchaea Meckelii (Fig. 342). Der aus der Zwitterdrüse entspringende Zwittergang bildet in seinem Verlaufe eine langgestreckte Erweiterung (Ampulle) und theilt sich dann in den männlichen und in den weiblichen Leitungsweg. Das Vas deferens verläuft in Windungen zur Penisscheide, tritt in dieselbe ein, windet sich in ihr fast nach Art einer Uhrspirale auf und bildet dann die als Penis bezeichnete, ausstülpbare Erweiterung, die durch einen Rückziehmuskel eingestülpt werden kann. Der Oviduct nimmt einen kürzeren Verlauf, in welchem er den kurzen Ausführungsgang eines kugeligen Receptaculum seminis aufnimmt. Der erweiterte, mit dem Penis in

die Genitalkloake einmündende Endabschnitt des Oviductes (Vagina) empfängt den Ausführungsgang der Eiweissdrüse und der Nidamentaldrüse (Schalendrüse, Schleimdrüse), welche letztere als das Homologon der fingerförmigen Drüse von Helix betrachtet wird.

Die Leitungswege der Nudibranchier stimmen im Grossen und Ganzen mit denen von Pleurobranchaea überein. Im Einzelnen herrscht freilich eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit. Fast immer vereinigen sich die männlichen und weiblichen Leitungswege schliesslich im Grunde einer Genitalkloake, welche oft auf einer Papille vorn auf der rechten Seite liegt. Selten sind weibliche und männliche Oeffnung getrennt, liegen dann aber dicht neben einander. Der Penis ist oft und in mannigfaltiger Weise bewaffnet. Wir geben die Abbildung des Geschlechtsapparates von Phyllirhoë (Fig. 343). Für das Verständniss genügt die Figurenerklärung.

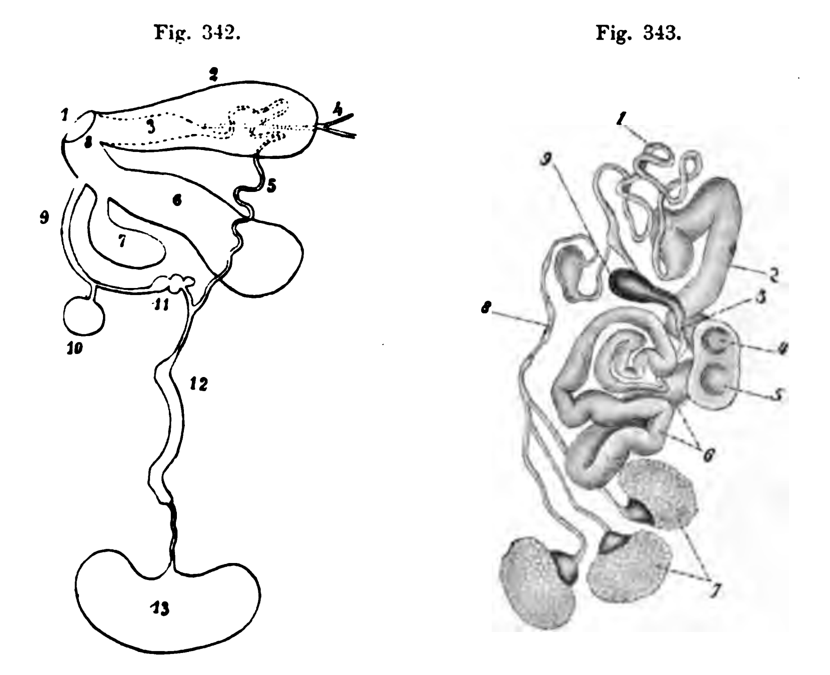



Fig. 342. **Geschlechtsorgane von Pleurobranchaea Meckelii,** nach MAZZARELLI, 1891. *1* Gemeinsame Geschlechtsöffnung, *2* Penisscheide, *3* Penis, *4* Rückziehmuskel desselben, *5* Vas deferens, *6* Nidamentaldrüse, *7* Eiweissdrüse, *8* Geschlechtskloake, *9* Eileiter, *10* Receptaculum seminis, *11* Erweiterungen und Blindsack des Oviductes, *12* Zwittergang, *13* Zwitterdrüse.

Fig. 343. **Geschlechtsorgane von Phyllirhoë,** nach SOULEYET, Voy. Bonite. *1* Vas deferens, *2* Penis, *3* Oviduct, *4* männliche, *5* weibliche Geschlechtsöffnung, *6* Vagina, *7* Zwitterdrüse, *8* Zwittergang, *9* Receptaculum seminis.

IV. Es tritt endlich bei vielen Ascoglossen und bei den Holohepatica unter den Nudibranchiern, sowie bei gewissen Stylommatophoren unter den Pulmonaten ein vierter Typus der Ausleitung der Geschlechtsproducte auf. Aus der Zwitterdrüse entspringt ein Zwitter-

gang, der sich wie beim zweiten und dritten Typus früher oder später in einen männlichen und weiblichen Gang spaltet; ausserdem theilt sich aber der weibliche Gang nochmals in 2 Gänge, in den eigentlichen eileitenden Abschnitt und einen zur Begattung und zur Leitung des bei der Begattung aufgenommenen Spermas dienenden copulatorischen Abschnitt.

Im Weiteren finden sich folgende Variationen:

a) Alle 3 Gänge münden getrennt aus; dann treten 3 äussere Geschlechtsöffnungen auf: eine männliche und 2 weibliche, von denen die eine zur Eiablage, die andere als Begattungsöffnung dient. Die Verhältnisse entsprechen, abgesehen von der Theilung des weiblichen Leitungsweges, denen des zweiten Typus.

b) Alle 3 Gänge münden in ein gemeinsames Atrium genitale oder eine Geschlechtskloake aus. Dieser Zustand entspricht einem solchen vom dritten Typus, bei dem also noch eine weitere Theilung des weiblichen Abschnittes aufgetreten ist.

Das Verständniss für die Formen des vierten Typus erleichtert uns die Betrachtung der oben für das Weibchen von Neritina fluviatilis beschriebenen Verhältnisse (siehe Diotocardier).

Denken wir uns bei einer Neritina die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane auf einem Individuum vereinigt, und zwar unter Bildung einer Zwitterdrüse und eines Zwitterganges, der sich weiterhin in einen männlichen und 2 weibliche Gänge spaltet, so bekommen wir vollständig den Zustand, wie er als Typus IVa definirt worden ist. Das Verhältniss des Typus IVb zum Typus IVa ist das nämliche wie von III zu II.

Beispiele: Limapontia unter den Ascoglossen und Zonitoides arboreus unter den Stylommatophoren.

Limapontia (Fig. 344). Die Zwitterdrüse ist in eine Reihe separater hermaphroditischer Acini getheilt, die im hinteren Körpertheile liegen und deren Ausführungsgänge sich zu einem gemeinsamen Zwittergange vereinigen; der Zwittergang spaltet sich zunächst in einen männlichen und einen weiblichen Gang. Der Samenleiter nimmt die Mündung einer zweitheiligen Prostatadrüse auf und endigt im Penis, dessen Oeffnung vorn auf der rechten Körperseite liegt. Der weibliche Gang erweitert sich zu einem Uterus, in den einmünden: 1) ein Receptaculum seminis, 2) eine vielfach verästelte Eiweissdrüse; dann theilt sich der weibliche Gang in den eigentlichen Oviduct, der zur Ausleitung der Eier dient und den copulatorischen Abschnitt, die Vagina. Der Oviduct nimmt die Mündung einer grossen Schleimdrüse auf und öffnet sich in der Nähe des Penis vorn am Körper; die Vagina zieht seitwärts und öffnet sich ungefähr in der Mitte der rechten Körperseite. Der Ausführungsgang des Receptaculum seminis liegt seiner Richtung nach in der Fortsetzung der Vagina, so dass das aufgenommene Sperma leicht in das Receptaculum passiren kann. Abgesehen von mancherlei nicht principiell verschiedenen Variationen verhalten sich die meisten Ascoglossen (Oxynoëidae ausgenommen) ähnlich. Hie und da sitzt das Receptaculum direct dem copulatorischen Abschnitt der weiblichen Leitungswege auf: in anderen Fällen ist es durch 2 Gänge mit demselben verbunden.

Zonitoides arboreus (Fig. 345) unter den Stylommatophoren. Der Geschlechtsapparat ist, abgesehen von der gleich zu besprechenden Eigenthümlichkeit, ganz wie bei der Mehrzahl der Stylommatophoren gebaut, so dass wir einfach auf die für Helix pomatia gegebene Beschreibung verweisen können. Dazu kommt nun, dass bei Zonitoides am unteren, distalen Ende des Uterus ein Gang abgeht, der sich mit dem Kanal des Receptaculum seminis in Verbindung setzt, und der

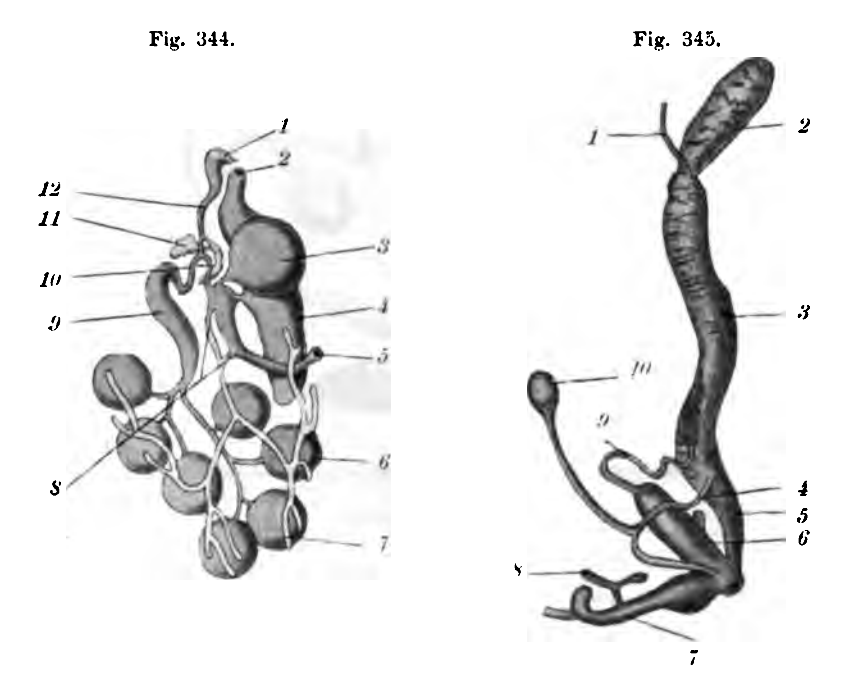



Fig. 344. **Geschlechtsorgane von Limapontia depressa**, nach PELSENEER, 1894. *1* Penis, *2* Oeffnung des Eileiters, *3* Receptaculum seminis, *4* Anhangsdrüse des Oviducts, *5* Oeffnung der Vagina, *6* hermaphroditischer Acinus der Zwitterdrüse, *7* Eiweissdrüse, *8* Verbindungen der Eiweissdrüse mit dem „Uterus“, *9* hermaphroditischer Gang, *10* Oviduct, *11* Prostata, *12* Samenleiter.

Fig. 345. **Geschlechtsorgane von Zonitoides arboreus**, nach v. IHERING, Genitalapp. Helix, 1892. *1* Zwittergang, *2* Eiweissdrüse, *3* Uterus (Spermoviduct), *4* Ductus receptaculo-uterinus, *5* Vagina, *6* Penis, *7* Sack des Liebesdolches, *8* Liebesdrüse, *9* Vas deferens, *10* Receptaculum seminis.

schliesslich in die gemeinsame Geschlechtskloake mündet. Wie bei Limapontia ist also auch hier der weibliche Leitungsweg in 2 Aeste, einen eileitenden und einen das fremde Sperma aufnehmenden und leitenden geschieden; diesem letzteren Abschnitt sitzt das Receptaculum seminis auf. Lassen wir am Geschlechtsapparat von Helix den Gang des Receptaculum seminis auch noch mit dem Uterustheil des Spermoviducts in Verbindung treten, so liegt der Zustand von Zonitoides arboreus vor. In wie weit nun bei anderen Stylommatophoren der Typus IV b vorkommt, ferner, ob nicht bei manchen Formen noch ein Rudiment der Verbindung zwischen Receptaculum und „Uterus“ in Form eines Divertikels am Receptaculumstiel auftritt, sind noch strittige und unerledigte Fragen.

Die Geschlechtswege der Dorididen und Phyllidiiden unter den Nudibranchiern reihen sich hier ein. Nehmen wir als Ausgangspunkt das geschilderte Verhalten von Pleurobranchaea und lassen das

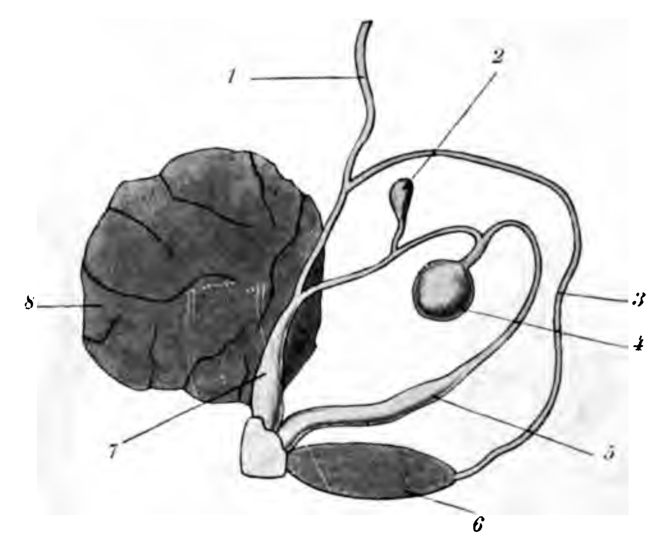



Fig. 346. **Geschlechtsapparat von Archidoris tuberculata,** nach v. IHERING, Orthoneur., 1887. *1* Zwittergang, *2* Spermatocyste, *3* Vas deferens, *4* Receptaculum seminis, *5* Vagina, *6* Penis, *7* Oviduct, *8* Eiweissdrüse.

Receptaculum seminis noch durch einen weiteren Gang für sich in die Geschlechtskloake münden, so haben wir die Geschlechtswege einer Doridide vor uns (Fig. 346).

---

Wenn wir die geschilderten Formen der Geschlechtswege der Opisthobranchier und Pulmonaten überblicken, finden wir, dass einmal ein gemeinsamer Ausführungsgang männliche und weibliche Producte zu einer gemeinsamen Oeffnung führen kann (I. Typus); man nennt dieses Stadium das monaule; oder, der gemeinsame Gang spaltet sich früher oder später in zwei, einen männlichen und einen weiblichen, die getrennt oder secundär wieder gemeinsam münden: diaules Stadium (II. und III. Typus); endlich können nach weiterer Spaltung des specifisch weiblichen Ganges drei getrennte Ausführungswege auftreten, ein männlicher und 2 weibliche, von denen einer zur Eileitung, einer zur Copulation dient; sie können alle getrennt oder gemeinsam ausmünden: triaules Stadium (IV. Typus). Siehe Fig. 347.

---

Die wichtige Frage nach dem gegenseitigen Verhältnisse der verschiedenen Typen von Leitungswegen bei den hermaphroditischen Schnecken ist vielfach discutirt, aber noch nicht gelöst worden. Auch die ontogenetischen Untersuchungen haben bis jetzt noch zu keinem sicheren Resultate geführt. Soviel scheint immerhin wahrscheinlich, und das oben angeführte Verhalten der Auriculiden und von Chilina spricht unter anderem dafür, dass der monaule Typus den primären darstellt, von dem sich dann der diaule in der Weise ableitet, dass sich zunächst die offene,

von der hermaphroditischen Oeffnung zum Penis führende Samenrinne zu einem Samenleiter, der im weiteren Verlaufe in die Tiefe rückt, schliesst, und dass zugleich eine weitere Abspaltung des männlichen Theiles am ursprünglich gemeinsamen Zwittergange erfolgt.

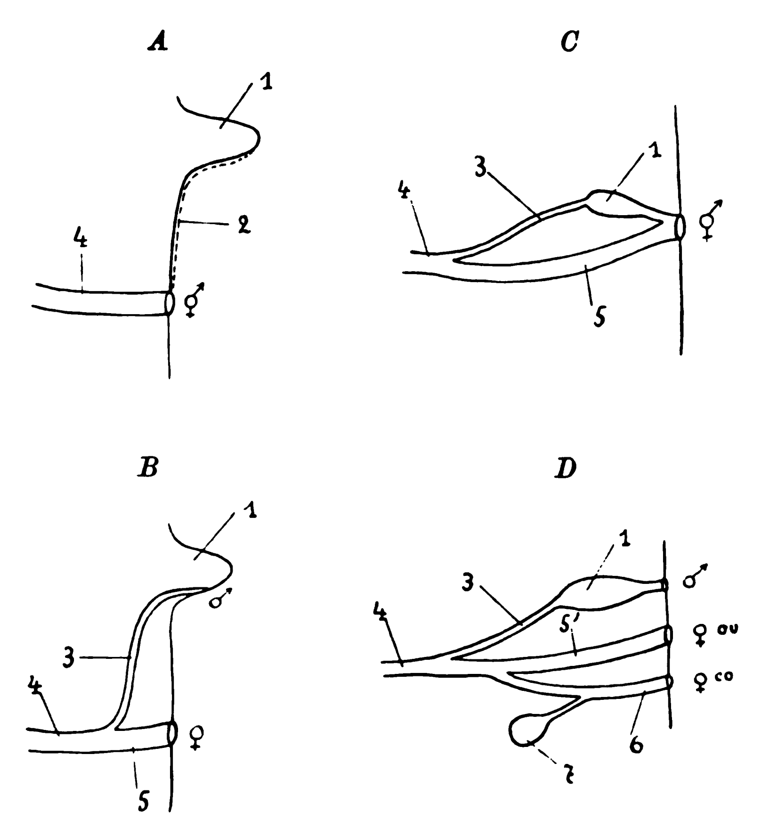



Fig. 347. **Schematische Darstellung der Endabschnitte der Geschlechtswege bei euthyneuren Gastropoden** (unter theilweiser Benutzung von Figuren aus Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgesch.). ***A* Monauler Typus,** ***B* diauler Typus** mit getrennter männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung, ***C* diauler Typus** mit gemeinsamer Geschlechtsöffnung, ***D* triauler Typus** mit drei getrennten Oeffnungen. *1* Penis, *2* Samenfurche, *3* Vas deferens, *4* Spermoviduct, *5* Oviduct, *5'* oviducaler Theil des weiblichen Geschlechtsleitungsweges beim triaulen Typus, *6* copulatorischer Theil des Leitungsweges, *7* Receptaculum seminis, ♂ männliche, ♀ weibliche, ☿ hermaphroditische Geschlechtsöffnung, ♀ *ov* Oeffnung des Eileiters beim triaulen Typus, ♀ *co* copulatorische Oeffnung.

Die Begattung ist bei den hermaphroditischen Gastropoden eine gegenseitige. Doch ist es sicher, dass wenigstens bei Pulmonaten bei ausbleibender Begattung Selbstbefruchtung eintreten kann. Der Zwittergang trägt nämlich nicht selten ein oder 2 seitliche Blindsäckchen, sogenannte Samenblasen oder Vesiculae seminales, in welchen das eigene Sperma aufgespeichert wird und bei ausbleibender Fremdbefruchtung zur Befruchtung der eigenen Eier verwendet werden kann. Eier und Sperma werden häufig nicht zu gleicher Zeit reif. Für Limnaea wurde

z. B. wiederholt nachgewiesen, dass von Jugend auf isolirt ge Exemplare entwickelungsfähige Eier ablegen können.

2) Cephalopoda. Obschon die Gonade bei allen heute l Cephalopoden unpaar ist, so sind doch die Leitungswege der Gesc producte ursprünglich in beiden Geschlechtern paarig. Paarig (i Paar vorhanden) sind die Geschlechtsleiter im weiblichen Geschl Nautilus, den Oegopsiden, Idiosepius unter den Myopsiden und Octopoden (ausgen. Cirroteuthis); im männlichen Geschlecht kon doppelter Samenleiter nur bei Nautilus und bei Philonexis (Trem carenae vor. Bei Nautilus, welcher also in beiden Geschlechtern Leitungswege besitzt, ist in beiden Geschlechtern der linke rud und fungirt nicht mehr als solcher. Er stellt die sogenannte „birn Blase" dar, welche einerseits an das Herz und das Unterende der befestigt ist, andererseits an der Basis der unteren Kieme in die höhle mündet. Unter den Myopsiden, wo allgemein nur ein Leitu vorkommt, besitzt einzig Idiosepius, neben dem functionirenden einen rudimentären rechten Eileiter.

Wo nur ein Leitungsweg vorhanden ist, ist es in beiden Gesch der linksseitige, so bei Spirula, Loligo, Sepia, Sepiola, Rossi oteuthis, Chiroteuthis, Cirroteuthis etc.

Die Geschlechtsleiter entspringen an der Wand der als Th secundären Leibeshöhle erkannten Gonadenhöhle (Bauchfelltasche, kapsel) und münden in die Mantelhöhle zu Seiten des Afters z Nephridialöffnung und Kiemenbasis.

Männliche Leitungswege, Samenleiter. Am män Leitungsweg können wir da, wo er, wie z. B. bei Sepia (Fig. 34 stärker complicirt, 4 Hauptabschnitte unterscheiden. Aus der kapsel entspringt ein in dicht aneinander liegenden Windungen fendes Vas deferens. Dieses erweitert sich zu einer Samen (Vesicula seminalis), deren ausserordentlich stark entwickel reich gefaltetes Drüsenepithel eine wichtige Rolle bei der Sp phorenbildung spielt. Die Samenblase setzt sich als dünne efferens zum letzten Abschnitt, der Spermatophorent (NEEDHAM'sche Tasche) fort, welche als Reservoir für di matophoren dient. Sie ist von flaschenförmiger Gestalt und ragt m dem Halse einer Flasche entsprechenden Theile, an dessen Ende männliche Geschlechtsöffnung befindet, frei in die Mantelhöhle v das Vas efferens münden 2 Anhangsorgane: 1) die Prostata, förmige Drüse mit kurzem Ausführungsgang, und 2) ein einfach licher, nicht drüsiger Blindsack. Die Prostata betheiligt si die Vesicula seminalis, an der Bildung der Spermatophoren. P Blindsack und Vesicula seminalis bilden in natürlicher Lage e volut, welches in einem besonderen Abschnitt der secundären höhle, in einer besonderen „Bauchfelltasche" liegt. Merkwürdig steht das Vas efferens mit dieser Bauchfelltasche durch ein enge chen in offener Communication.

Verglichen mit Sepia, unterscheidet sich der männliche ausf Apparat von Octopus (Fig. 349) vorwiegend durch das Fehle gesonderten Vas efferens. Die lange Vesicula seminalis mündet mächtige Prostata nahe der Stelle, wo diese selbst in den Spermato sack sich öffnet. Diese Stelle liegt nicht im Grunde, sondern an

des Spermatophorensackes, da, wo sich dieser zu dem langen, fleischigen, mit seinem Endstück in die Mantelhöhle vorragenden Penis auszieht. Der Penis ist mit einem seitlichen Blindsack ausgestattet.

Es wurde oben erwähnt, dass, soviel man bis jetzt weiss, nur zwei lebende Cephalopoden paarige männliche Leitungswege besitzen, nämlich

Fig. 348. Fig. 349.

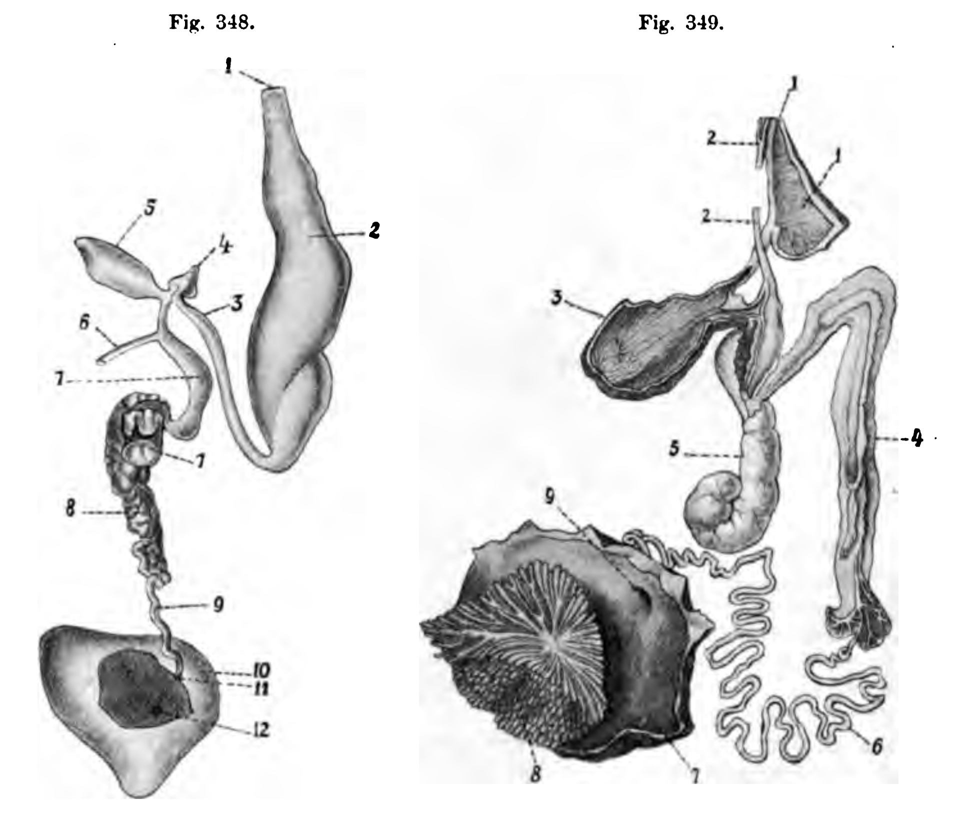



Fig. 348. **Männliche Geschlechtsorgane von Sepia officinalis.** *1* Geschlechtsöffnung, *2* Spermatophorensack, *3* Vas efferens, *4* Blindsack, *5* Prostata, *6* Kanälchen, welches in den den männlichen Leitungsweg umgebenden Abschnitt der Leibeshöhle mündet, *7* Vesicula seminalis, *8* und *9* Vas deferens, *10* Gonade, ein Stück ihrer hinteren Wand weggeschnitten: man blickt in die Gonadenhöhle und erkennt an ihrer vorderen Wand die Mündung des männlichen Keimkörpers *12*, *11* Mündung des Samenleiters in die Gonadenhöhle.

Fig. 349. **Männliche Geschlechtsorgane von Octopus vulgaris**, nach CUVIER, Anat. Moll. 1817. *1* Penis, *2* Muskel, durchschnitten, *3* Spermatophorensack, *4* Vesicula seminalis, *5* Prostata, *6* Vas deferens, *7* geöffneter Gonadensack, an dessen vorderer Wand die Hodenkanälchen des Keimkörpers *8* sichtbar sind, *9* Mündung des Samenleiters in den Gonadensack.

N a u t i l u s und P h i l o n e x i s c a r e n a e. Bei Nautilus ist der linke rudimentär (Fig. 350 und 307). Der functionirende rechte Samenleiter besteht aus dem Vas deferens, das gleich in eine Vesicula seminalis übergeht, dem sich ein Spermatophorensack anschliesst. Das Endstück („Penis") ist musculös und durch ein Septum der Länge nach getheilt; die rechte Hälfte communicirt mit dem Spermatophorensack, die linke

öffnet sich in einen Blindsack, der vielleicht einem Spermatophorensack des linken Ductus (birnförmige Blase) entspricht. Ob aber die beiden Samenleiter von Philonexis carenae den beiden muthmaasslich den Cephalopoden ursprünglich zukommenden entsprechen, ist sehr zweifelhaft. Die beiden sehr verschieden gebauten Vasa deferentia von Philonexis, die aus der Hodenkapsel entspringen, vereinigen sich nämlich später wieder. Ausserdem liegen beide linksseitig. Auffallend ist auch, dass der Spermatophorensack eine doppelte Oeffnung hat, dass also die Geschlechtsöffnung doppelt ist.

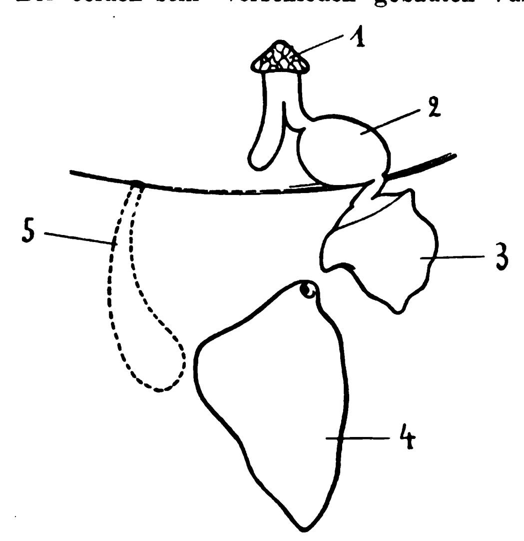



Fig. 350. **Geschlechtsorgane von Nautilus, Männchen,** nach KERR, 1895. *1* Penis, *2* Spermatophorensack, *3* Vesicula seminalis, *4* Hoden, *5* „birnförmige Blase" (rudimentärer linker Geschlechtsweg).

Weibliche Geschlechtswege. Sepia (Fig. 351). Der complicirte ausführende Apparat besteht aus zwei vollständig von einander getrennten und gesondert in die Mantelhöhle mündenden Partien: 1) dem unpaaren (linksseitigen) Oviduct, dessen Lage und Mündung der des Samenleiters beim Männchen entspricht, und 2) den Nidamentaldrüsen. Die beiden grossen Nidamentaldrüsen liegen als birnförmige Organe dicht unter der Körperhaut im hinteren Theil des Eingeweidesackes, symmetrisch zu beiden Seiten des hinter ihnen heruntersteigenden Ausführungsganges des Tintenbeutels. Sie münden an ihrer ventralen Spitze in die Mantelhöhle. Jeder Drüsensack erscheint in symmetrischer Weise durch hintereinander liegende, von beiden Seiten vorspringende Drüsenlamellen gefächert. Die Fächer zwischen den Drüsenlamellen öffnen sich in den centralen, spaltförmigen Ausführungsgang. Diese Structur spiegelt sich auch in dem äusseren Aussehen einer jeden Drüse wieder. Ausser diesen beiden Nidamentaldrüsen existirt noch eine accessorische Nidamentaldrüse, welche unter und vor den ersteren liegt. Sie ist ziegelroth gefärbt und besteht aus einem Mittelstück und 2 Seitenlappen. Sie wird aus zahlreichen, geschlängelten Drüsenkanälchen gebildet, die sich in einem Drüsenfeld in die Mantelhöhle öffnen, welches zwischen dem Mittel- und Seitenlappen in Form einer Bucht eingestülpt ist. Da in dieser Bucht jederseits auch die Mündung der grossen Nidamentaldrüse liegt, so vermischt sich in ihr das Secret beider Drüsenarten.

Der aus dem Ovarialsack entspringende Oviduct ist zur Zeit der Brunst mit Eiern so angefüllt, dass er hauptsächlich in seinem sich in den Ovarialsack öffnenden Theil weit ausgedehnt ist. Bevor er sich an derselben Stelle und in ähnlicher Weise, wie der Samenleiter im männ-

lichen Geschlecht, durch ein frei in die Mantelhöhle vorragendes Stück nach aussen öffnet, steht er mit einer zweilappigen oder herzförmigen Anhangsdrüse (Eileiterdrüse) in Verbindung, welche die Structur der Nidamentaldrüsen wiederholt. Auch der Endabschnitt (von der Eileiterdrüse bis zur Mündung des Oviductes) ist drüsig, indem 2 symmetrische Reihen von senkrechten Drüsenblättchen von seiner Wand in sein Lumen vorragen.

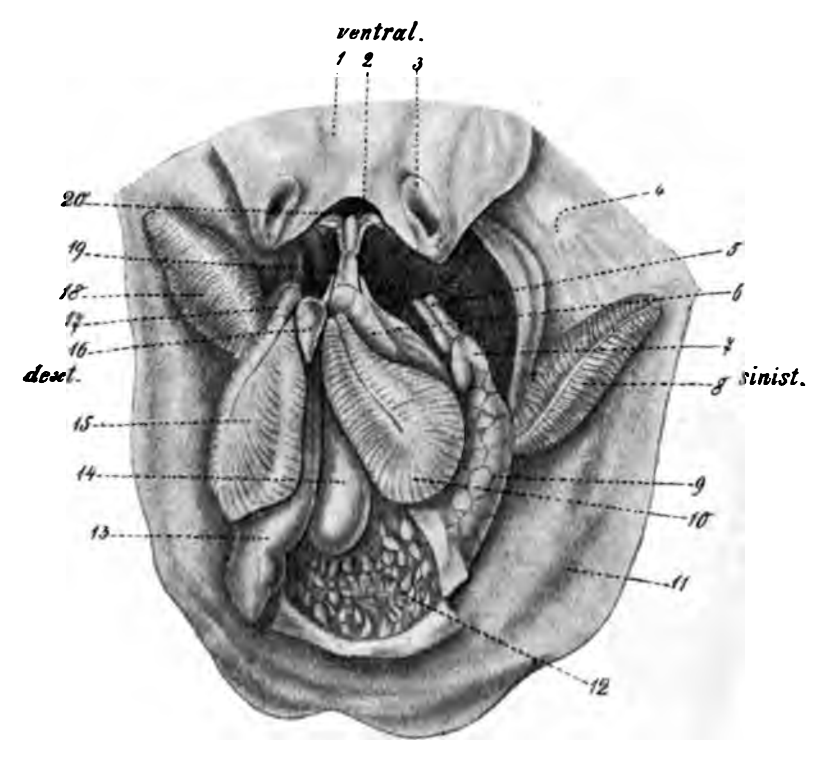



Fig. 351. **Weibliche Geschlechtsorgane von Sepia officinalis,** im Wesentlichen nach BROCK, 1878. Die Mantelhöhle ist geöffnet, das hintere Integument des Eingeweidesackes wegpräparirt, der Tintenbeutel etwas bei Seite gelegt, der Oviduct blossgelegt. Ansicht des blossgelegten Organcomplexes von hinten. *1* Trichter, *2* Rand der dorsalen Trichteröffnung, *3* Schliessknorpel, *4* linkes Ganglion stellare, *5* drüsiger Endabschnitt des Oviductes mit weiblicher Geschlechtsöffnung, *6* linker Seitenlappen der accessorischen Nidamentaldrüse, *7* Eileiterdrüse, *8* linke Kieme, *9* Oviduct, mit durchschimmernden Eiern erfüllt, *10* linke Nidamentaldrüse, *11* Mantel, *12* Ovarialsack, von hinten geöffnet, man sieht an seiner vorderen Wand die gestielten Ovarialeier, *13* Tintenbeutel (Pigmentdrüse), *14* Magen, *15* rechte Nidamentaldrüse, *16* Mittelstück der accessorischen Nidamentaldrüse, *17* rechter Seitenlappen der accessorischen Nidamentaldrüse, *18* rechte Kieme, *19* rechte Nierenöffnung, *20* After.

Die Secrete der Nidamentaldrüsen, accessorischen Nidamentaldrüsen und Eileiterdrüsen liefern die äusseren Eihüllen, mit welchen die austretenden Ovarialeier umhüllt werden.

---

Um nun noch die ganze Klasse der Cephalopoden kurz zu berücksichtigen, möge erwähnt werden, dass Nidamentaldrüsen vorkommen: 1) bei den Tetrabranchiern (Nautilus); 2) unter den Decapoden bei den Myopsiden, bei einigen Oegopsiden (z. B. Ommastrephes, Onychoteuthis, Thysanoteuthis, Chaunoteuthis) und bei Spirula. Sie fehlen bei den Octopoden und einem Theil der Oegopsiden (z. B. Enoploteuthis, Chiroteuthis).

Nautilus unterscheidet sich von allen anderen lebenden Cephalopoden dadurch, dass er 1) nur eine Nidamentaldrüse besitzt, und 2) dass sie nicht im Eingeweidesack liegt, sondern im Mantel.

Accessorische Nidamentaldrüsen kommen nur bei Spirula und den Myopsiden vor. Die beiden Drüsen sind entweder gesondert (Spirula, Rossia, Loligo, Sepioteuthis, Idiosepius), oder mit einander verschmolzen (Sepia, Sepiola).

Eileiterdrüsen sind bei allen Cephalopoden vorhanden, in wechselnder Lage und mit mannigfaltiger Modification im Bau.

Auch als Receptacula seminis fungirende Ausstülpungen des Oviductes kommen gelegentlich vor (Tremoctopus, Parasira).

---

Bei allen Cephalopoden werden gewisse Quantitäten von Spermatozoen in äusserst complicirte Hüllen, sogenannte Spermatophoren, gewickelt (Fig. 352). Nur bei Nautilus ist deren Bau ziemlich einfach; eine Spermatophore stellt hier ein aufgeknäueltes Rohr dar, das in einer membranösen Kapsel eingeschlossen liegt. Auf den Bau der Spermatophoren der Dibranchiaten kann hier nicht näher eingegangen werden; näheren Aufschluss hierüber, wie über die Art der Entladung dieser Apparate suche man in der einschlägigen Litteratur (neueste Abhandlung über diesen Gegenstand von RACOVITZA [1894]).




Fig. 352. **Spermatophore von Sepia**, nach MILNE EDWARDS, 1842. *a* Aeusseres Etui, *b* inneres Etui, *c* Spermatozoensack, *d*, *e*, *f*, *h*, *g* verschiedene Theile des Ejaculationsapparates.

Die Substanz dieser grossen, fadenförmigen Spermatophoren wird in der Prostata und Vesicula seminalis geliefert. Welches aber der Mechanismus ist, durch welchen ein so complicirtes Etui, wie die Spermatophore eines ist, hergestellt wird, ist zur Zeit noch unermittelt. Die Spermatophoren platzen bei Berührung, oder wenn sie ins Wasser gelangen, an ganz bestimmten Stellen und spritzen ihren Spermatozoeninhalt heraus. Zur Zeit der Brunst ist die Spermatophorentasche dicht erfüllt mit Spermatophoren. Bei Philonexis carenae wird jedoch eine einzige, sehr lange Spermatophore erzeugt.

c) Die Begattungsapparate. Hectocotylie der Cephalopoden. Die Begattungsapparate der Gastropoda und der in die Mantelhöhle vorragende Penis gewisser Cephalopoden sind schon im vorhergehenden Abschnitt behandelt worden.

Wir wollen hier eine der merkwürdigsten und die räthselhafteste Erscheinung innerhalb der Cephalopodenklasse besprechen, die Hectocotylie. Diese Erscheinung besteht in der Umwandlung eines Mundarmes des Männchens zu einem Begattungsorgan und Spermatophorenträger, dem sogenannten Hectocotylus, welcher sich bei der Begattung vollständig loslöst und in die Mantelhöhle des Weibchens gelangt.

Die typische Hectocotylie (Fig. 353) ist beschränkt auf die Octopodengattungen Argonauta, Philonexis und Tremoctopus. Der umgewandelte Arm ist bei Tremoctopus und Philonexis (Parasira) der dritte rechte, bei Argonauta der dritte linke. Er ist anfänglich in einem aussen pigmentirten Säckchen eingeschlossen (Fig. 353 ***A***), welches durch Platzen den Arm frei werden lässt, der dann seine besondere Gestalt deutlich erkennen lässt (***B***). Die Falten, welche das Säck-

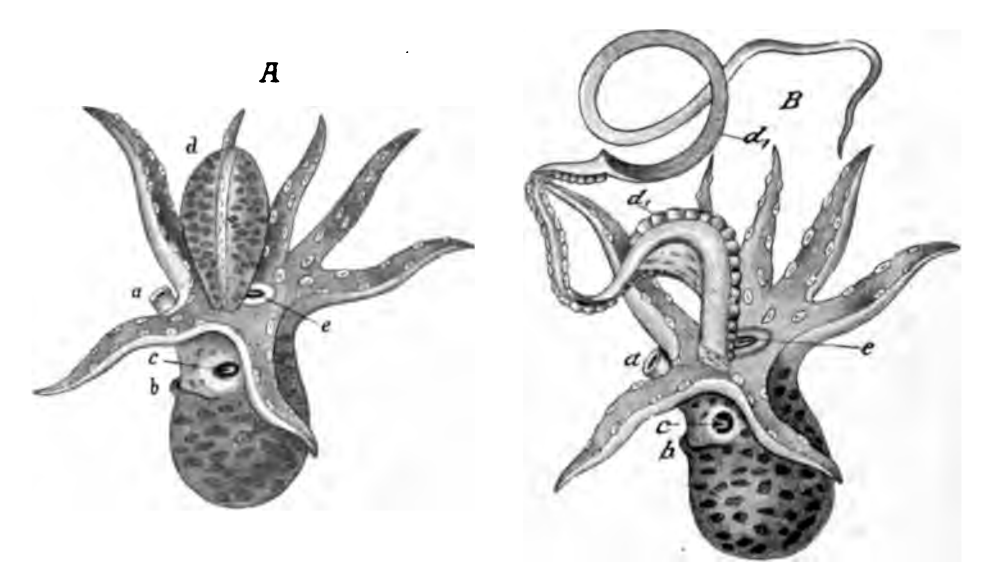



Fig. 353. **Männchen von Argonauta argo**, nach H. MÜLLER, 1852. (Weibchen, Fig. 46 und 47.) *A* Mit in das Säckchen *d* eingeschlossenem Hectocotylus. ***B*** Mit freiem Hectocotylus. *a* Trichter, *b* Rand der Mantelfalte, *c* linkes Auge, *d* Säckchen, $d_1$ Hectocotylus, *e* Mund.

chen bildeten, schlagen sich zurück und bilden nun eine neue, die Spermatophoren aufnehmende Tasche, welche nun innen pigmentirt ist. Eine Oeffnung führt aus dieser Tasche in eine Samenblase, die im Innern des Hectocotylus liegt und sich in einen dünnen, langen Ausführungsgang fortsetzt, welcher den Arm seiner ganzen Länge nach durchzieht und an seinem Ende nach aussen mündet. Das Endstück des Armes ist zu einem langen, fadenförmigen Penis umgewandelt, welcher anfangs ebenso in einem besonderen Säckchen eingeschlossen liegt, wie der ganze Arm in der Hectocotylustasche. Bei ausgestülptem Penis bleibt das Säckchen als ein Anhang an seiner Basis zurück.

Die Spermatophoren können aus der innen pigmentirten Samentasche in die Samenblase gelangen und von da durch den Ausführungsgang, welcher an der Spitze des Penis mündet, entleert werden.

Es ist wahrscheinlich, dass die Hectocotylus-tragenden Cephalopoden bei der Begattung sich Mund gegen Mund mit ihren Armen umfassen und dass sich dabei der Hectocotylus ablöst und in irgend einer Weise in die Mantelhöhle des Weibchens eindringt. Man findet wenigstens häufig losgelöste Hectocotyli, bis zu 4 Stück zugleich, in der Mantelhöhle der Weibchen.

Unerklärt ist: 1) in welcher speciellen Weise der Hectocotylus die Eier des Weibchens befruchtet, und 2) wie die Spermatophoren in den Hectocotylus gelangen.

Abgesehen von dem durch die Ausbildung des Hectocotylus bedingten geschlechtlichen Dimorphismus, sind Männchen und Weibchen bei den erwähnten Gattungen auch sonst verschieden. Die Männchen sind viel kleiner, und bei Argonauta ist nur das Weibchen beschalt.

Es ist höchst wahrscheinlich, dass der abgelöste Hectocotylus wieder regenerirt werden kann.

---

Während nun nur bei den drei erwähnten Gattungen ein ächter, sich loslösender Hectocotylus zur Ausbildung gelangt, so ist doch für alle übrigen Cephalopoden (auch für Nautilus, vergl. p. 181 und 182) der Nachweis erbracht worden, dass im männlichen Geschlecht immer ein bestimmter Arm oder Theil des Kopffusses in irgend einer Weise modificirt ist, irgend welche, oft wenig auffallende Merkmale besitzt, die den anderen Armen nicht zukommen. Man nennt nun den betreffenden Arm den hectocotylisirten Arm. Der Gedanke liegt nahe, dass dieser Arm bei der Begattung eine Rolle spiele; war dies aber bis dahin blosse Vermuthung, so zeigen einige neuere Beobachtungen, dass in einigen Fällen sicher dem hectocotylisirten Arme diese Function zukommt. Bei Octopus z. B. geht die Begattung in der Weise vor sich, dass das in einiger Entfernung vom Weibchen postirte Männchen die Spitze des lang ausgestreckten hectocotylisirten Armes in die Mantelhöhle des Weibchens einführt und die Spermatophoren an der Mündung der Oviducte placirt. Die Art und Weise des Uebergangs der Spermatophoren vom Penis zur weiblichen Geschlechtsöffnung ist nicht beobachtet, vollzieht sich aber vermuthlich so, dass die Spermatophoren zunächst den Trichter passiren, dann an die Basis des hectocotylisirten Armes gelangen, an diesem in einer Rinne durch Contractionen der Wände der letzteren bis zur Spitze des Armes gebracht und von hier aus an der Mündung des Oviductes abgesetzt werden. Bei Sepiola findet bei der Begattung ein förmlicher Kampf zwischen beiden Geschlechtern statt, wohl aus dem Grunde, weil das Männchen zwei Arme, die des ersten Paares, in die Mantelhöhle des Weibchens einführt und dadurch die Athmung desselben beeinträchtigt. Die Spermatophoren werden bei dieser und anderen Decapodenformen im Inneren der Mantelhöhle festgeheftet, bei Sepia, Loligo etc. dagegen in der Umgebung des Mundes.

Die Hectocotylisation tritt im Allgemeinen an einem bestimmten Arme auf, doch ist es nicht bei allen Formen der gleiche. Bei den Octopoden ist gewöhnlich der dritte der rechten Seite, doch bei Scaeurgus und Argonauta der dritte der linken Seite hectocotylisirt. Bei den Decapoden tritt die Hectocotylisation meist am vierten Arme der linken Seite auf; allein es kann auch der vierte rechte sein, z. B. bei Enoploteuthis, oder der erste, wie bei Sepiola und Rossia; auch beide Arme eines Paares können hectocotylisirt sein, so bei Idiosepius und Spirula die des

vierten, bei Rossia die des ersten Paares; endlich können ausser an einem Arme oder beiden Armen eines Paares auch noch schwächere Modificationen an einigen oder allen anderen sitzenden Armen des Männchens auftreten.

Der Unterschied in der Grösse, welcher zwischen Männchen und Weibchen der mit einem ächten Hectocotylus ausgestatteten Formen erwähnt wurde, zeigt sich, doch nicht in demselben Maasse, auch bei manchen anderen Cephalopoden. Das Männchen ist etwas kleiner als das Weibchen.

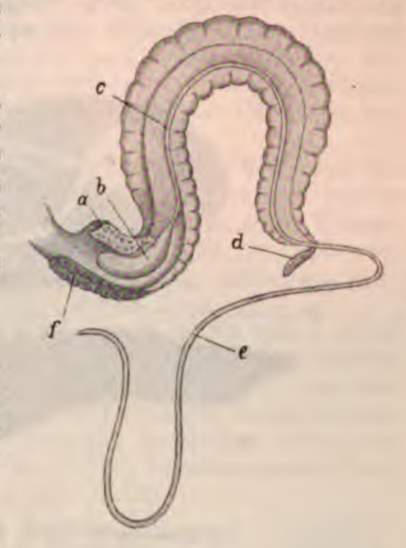



Fig. 354. **Hectocotylus von Philonexis (Octopus) carenae**, nach LEUCKART, 1854. *a* Spermatophorentasche, *b* Samenblase, *c* Ausführungsgang der Samenblase, *d* Anhang = Rest des Penissäckchens, *e* Penis, *f* Saugnäpfe.

## XXI. Parasitische Schnecken.

Aecht parasitische Formen finden sich auf oder in Echinodermen schmarotzend. Diejenigen unter ihnen, bei denen sich noch eine typische Schneckenorganisation erhalten hat, und bei welchen daher noch die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen verhältnissmässig leicht ist, lassen sich in 2 Gruppen scheiden, die sich je von einer Familie der Taenioglossen unter den Prosobranchia monotocardia ableiten, nämlich die eine Gruppe mit der Gattung Thyca von den Capuliden (Capulus, Hipponyx), die andere mit den Gattungen Mucronalia und Stilifer von den Eulimiden.

1) Thyca ectoconcha (Fig. 355) ist eine Form der ersten, zu den Capuliden gehörenden Gruppe, welche an einem Seestern, Linckia multiforis, schmarotzt. Die Hauptzüge ihrer Organisation werden durch den in Fig. 355 dargestellten Längsschnitt, in welchen verschiedene seitlich liegende Organe eingezeichnet sind, illustrirt. Die Schneckenorganisation ist durch den Parasitismus noch wenig beeinflusst. Das Thier besitzt eine Schale, deren Gestalt an eine phrygische Mütze erinnert. In der Mantelhöhle liegt die Kieme. Auch Darm- und Nervensystem bieten nichts Auffallendes. Augen und Gehörorgane sind vorhanden. Es existirt eine kurze, aber kräftige Schnauze mit musculösem Schlundkopf, welche zwischen den Kalkstücken des Integumentes im Gewebe des Seesternes steckt. Eine Radula fehlt. Die Basis der Schnauze wird umgeben von einer musculösen Scheibe, die aus einem vorderen und einem hinteren Theile besteht. Diese Scheibe, der sogenannte Scheinfuss, ist das Haftorgan, vermittelst dessen die Schnecke dem Integument des Wohnthieres so fest aufsitzt, dass sie nur gewaltsam und nicht ohne zu zerbrechen losgetrennt werden kann. Ausserdem existirt noch ein Fussrudiment, Metapodium (*fs*), ohne Deckel.

Thyca pellucida (Fig. 356) findet sich auf Linckia miliaris. Im Wesentlichen von gleicher Organisation wie die eben beschriebene Art, zeigt sie doch einige Züge, die darauf hinweisen, dass diese Species vom Parasitismus noch nicht so stark beeinflusst wurde und den

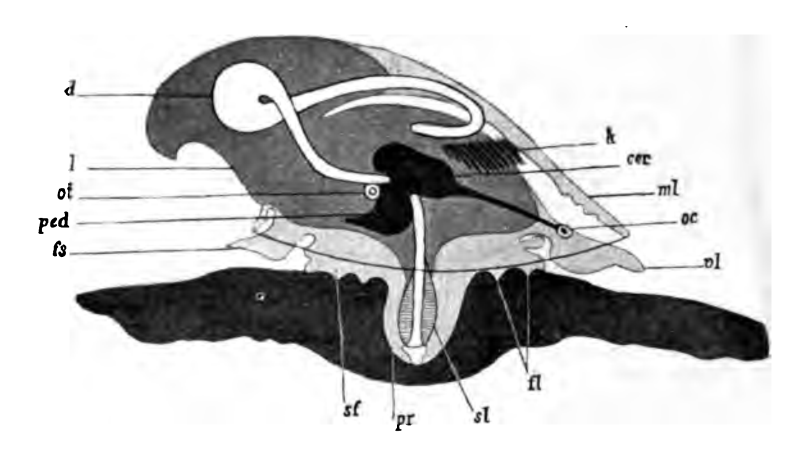



Fig. 355. **Längsschnitt durch Thyca ectoconcha,** nach P. und F. SARASIN, 1887. Es sind auch einige nicht in der Schnittebene liegende Organe eingetragen. *cer* Cerebralganglien, *d* Darm, *fl* Falten, *fs* Fuss, *k* Kieme, *l* Leber, *ml* Mantel, *oc* Auge, *ot* Otocyste, *ped* Pedalganglien, *pr* Proboscis, *sf* Scheinfuss, *sl* Schlundkopf, *vl* Kopffalte.

frei lebenden Formen noch näher steht. Die Schnauze liegt nicht ganz in der Mitte der musculösen Haftscheibe, sondern ist nach vorn zu geneigt. Die Scheibe selbst besteht hier aus 3 Theilen, einem vorderen, unpaaren und zwei seitlichen, die zusammen dem einheitlichen Scheinfusse von Thyca ectoconcha entsprechen. Der vordere Abschnitt stellt eine Wucherung der Gewebe des Kopfes dar, die beiden seitlichen dagegen gehen aus dem Fusse hervor, von dem ausserdem noch wie bei der vorhergehenden Art ein kleines Metapodium ohne Deckel vorhanden ist. (Bei Thyca ectoconcha wurde früher dieser jetzt als Metapodium gedeutete Abschnitt als dem ganzen Fusse homolog betrachtet.) So müssen wir denn die einheitliche Haftscheibe der Th. ectoconcha, den „Scheinfuss", als ein in erster Linie aus Theilen des Fusses und in zweiter Linie aus Theilen des Kopfes hervorgegangenes Gebilde ansehen. Thyca ectoconcha besitzt wie eine weitere Art, Thyca crystallina, im Gegensatz zu Thyca




Fig. 356. **Thyca pellucida,** von unten, nach KÜKENTHAL, 1897. *a* Vorn, *p* hinten, *d* rechts, *s* links. In der Mitte liegt die Schnauze, umgeben von dem aus 3 Theilen bestehenden Scheinfusse.

pellucida, sehr stark entwickelte Speicheldrüsen; eine Radula mangelt jedoch allen 3 Species.

Die nächsten freilebenden Verwandten dieser Thycaarten sind in den Gattungen Capulus und Hipponyx zu suchen. Hipponyx australis, von typischer Prosobranchierorganisation und mit wohlentwickelter Radula, weidet die Stacheln von Cidariden der aufsitzenden Kieselschwämme etc. wegen ab. Das Thier lässt sich nur mit Mühe von der Unterlage, mit der es in der Färbung übereinstimmt, abheben.

2) In geradezu überraschend klarer Weise lassen sich die durch die parasitische Lebensweise hervorgerufenen Veränderungen in der Organisation bei der zweiten Gruppe von parasitischen Schnecken, deren Formen von freilebenden Eulima-Arten abzuleiten sind, Stufe für Stufe verfolgen. Das Endglied ist Stilifer, den Uebergang vermittelt Mucronalia.

Zwischen den Stacheln einer Seeigelart, Acrocladia spec., findet sich Mucronalia eburnea (Fig. 357 und Fig. 359 *A*), eine Schnecke, die sich mit einem langen Rüssel an ihrem Wirthe festheftet, während ihre nächsten Verwandten, Eulimaarten, auf demselben frei herumkriechen. Das Thier besitzt eine wohlentwickelte, spiralig gewundene Schale; es fällt aber sofort auf durch einen aus der Schale herausragenden Fortsatz, der mit einer scheibenähnlichen Fläche endigt. An dieser entspringt aus der Mitte der Rüssel. Ein besonders abgesetzter Kopf fehlt, nur zwei kurze Tentakel mit Augen finden sich, ferner ein ziemlich ansehnlicher Fuss. Der Fortsatz mit der scheibenförmigen Fläche ist nichts anderes als die Schnauze; mit derselben heftet sich der Parasit an der Oberfläche des Wirthes an; der Rüssel aber durchbohrt das Kalkskelet des Seeigels und endigt im Innern in der Nähe einer Darmschlinge. Um den Oesophagus, der den ganzen Rüssel im Innern durchzieht, liegt ein weiter Blutraum. Radula und Schlundkopf fehlen. Am Fusse mündet unten eine wohlentwickelte Fussdrüse, und das Metapodium trägt ein Operculum. Im Uebrigen die gewöhnliche Monotocardierorganisation.



Fig. 357. **Mucronalia eburnea**, vom Wirthe losgetrennt, nach KÜKENTHAL, 1897.

Eine andere, nicht näher bestimmte Mucronalia(?)-Art, die auf einer Linckia schmarotzt, weicht, wie Fig. 359 *B* zeigt, nicht sehr von der vorigen ab. Der Rüssel, der sich in einen Seesternarm einbohrt, ist in Folge starker Ausbildung des den Oesophagus umgebenden Blutraumes keulenförmig angeschwollen. Von besonderem Interesse ist aber jene Stelle der Schnauze, die sich an die Oberfläche des Wirthes anlegt, d. h. die Stelle, welche der scheibenförmigen Verbreiterung bei M. eburnea entspricht. Bei der auf Linckia schmarotzenden Mucronalia tritt hier nämlich eine kranzförmige Hautfalte (*sm*) auf, welche die Eintrittsstelle des Parasiten in den Wirth umgiebt. Wir werden gleich bei Stilifer auf die Bedeutung dieser Falte zu sprechen kommen.

Stilifer Linckiae (Eig. 358) findet sich auf Linckia multiforis, der gleichen Seesternart, die auch Thyca ectoconcha beherbergt. Der Parasit steckt ganz in der Kalkschicht des Integumentes des Wirthes,

an welchem er pathologische, kugelige Anschwellungen hervorruft und dessen Peritoneum er gegen die Leibeshöhle zu kugelig vortreibt. Mit der Aussenwelt communicirt die Schnecke nur durch eine kleine Oeffnung an der Spitze der Anschwellung. Die so im Integumente des Wirthes festsitzende Schnecke ist allseitig von einer fleischigen Hülle (*sm*) wie von einem Sacke umschlossen. Diese Hülle ist nur an der Stelle, wo die Spitze der rechtsgewundenen Schale liegt, von einer Oeffnung durchbrochen, die der Lage nach der oben erwähnten Oeffnung an der Spitze der pathologischen Auftreibung entspricht. Die Hülle wird als Scheinmantel bezeichnet und entspricht morphologisch der enorm vergrösserten

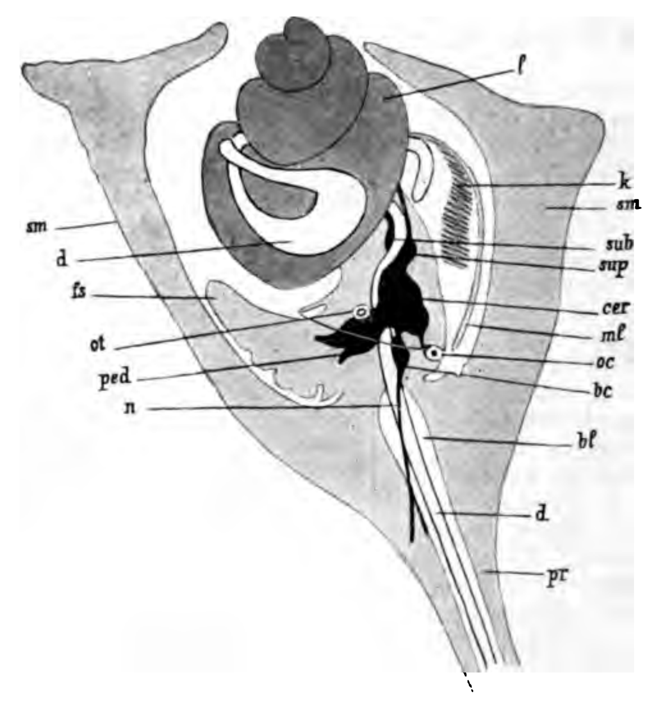
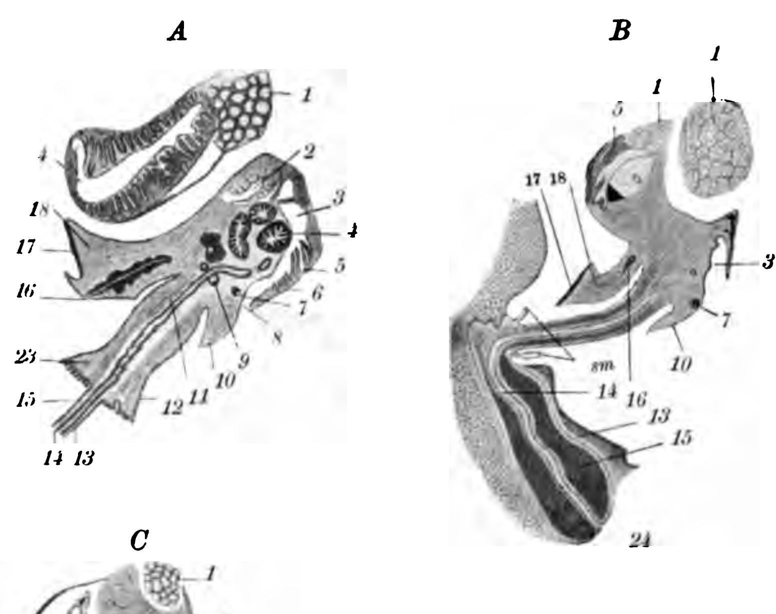



Fig. 358. **Längsschnitt durch Stilifer Linckiae**, nach P. und F. SARASIN 1887. *bc* Buccalganglien *bl* Blutraum, *cer* Cerebralganglien, *d* Darm, *fs* Fuss, *k* Kieme, *l* Leber, *ml* Mantel, *n* Rüsselnerv, *oc* Auge, *ot* Otocyste, *ped* Pedalganglien, *pr* Proboscis, *sm* Scheinmantel, *sub* Subintestinalganglion, *sup* Supraintestinalganglion.

kranzförmigen Hautfalte am Rüssel der Mucronalia (?) spec. Daneben existiren ein ächter Mantel, eine Kieme, ein rudimentärer, deckelloser Fuss, Augen, Gehörorgane und ein typisches Prosobranchiernervensystem. Die Ausbildung des sonderbaren Scheinmantels hat offenbar die Bedeutung, dass, trotzdem die Schnecke tief im Integumente des Wohnthieres steckt, doch eine Communication mit der Aussenwelt erhalten bleibt. Athemwasser kann in die Athemhöhle gelangen und wieder abfliessen; Fäcalmassen und Geschlechtsproducte, vielleicht Larven, können in den vom Scheinmantel umschlossenen Raum gelangen und von da durch dessen Oeffnung nach aussen entleert werden. Die Geschlechter sind getrennt. Die Schnauze ist, wie bei den Mucronaliaarten, zu einem sehr langen, rüsselartigen Rohr verlängert, welches in die blutreichen Gewebe des

Seesternintegumentes eindringt und aus ihnen die der Schnecke nöthige Nahrung bezieht. Schlundkopf und Radula fehlen, ebenso Tentakel und Fussdrüse.

Von den freilebenden Eulimaarten gelangen wir also zunächst zu ectoparasitischen Formen vom Bau der Mucronalia. Die Schnauze verlängert sich zu einem Rüssel, der in die Gewebe des Wirthes eindringt; die der Oberfläche des Wohnthieres aufsitzende Partie der Schnauze verbreitert sich: je mehr nun der Parasit in die Körperwand des Wirthes einsinkt, um so mehr schlägt sich dieser verbreiterte Theil über den Körper der parasitischen Schnecke selbst zurück und wird zum Scheinmantel: Endstadium Stilifer. Zugleich bilden sich andere Organe, die ihrer Function nach überflüssig werden, zurück und verschwinden: zuerst Radula und Schlundkopf, dann Tentakel und Operculum, sowie Fussdrüse, schliesslich die Schale. Zwischen Mucronalia und Stilifer Linckiae schiebt sich als weitere Etappe noch S t i l i f e r c e l e b e n s i s ein, bei dem der Schein-



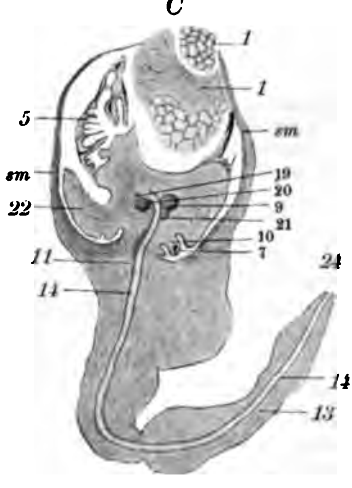




Fig. 359. **Längsschnitte durch** *A* **Mucronalia eburnea,** unterer Theil, *B* **Mucronalia (?) sp.,** *C* **Stilifer celebensis,** nach KÜKENTHAL, 1897. *1* Verdauungsdrüse, *2* After, *3* Mantelhöhle, *4* Darm, *5* Kieme, *6* Mantel, *7* Auge, *8* Oeffnung der Mantelhöhle, *9* Cerebralganglion, *10* Tentakel, *11* Rüsselnerv, *12* Schnauze, *13* Rüssel, *14* Oesophagus, *15* Blutraum, *16* Fussdrüse, *17* Operculum, *18* Metapodium, *19* Otocyste, *20* Pedalganglion, *21* Buccalganglion, *22* Fuss, *23* Rüsselmusculatur, *24* Mund, ***sm*** Scheinmantel.

mantel noch verhältnissmässig dünn ist und einen beträchtlichen Theil des Eingeweidesackes herausschauen lässt (Fig. 359 C, *sm*). Auch rudimentäre Tentakeln finden sich hier noch (Fig. 359 C, *10*).

Aus dem Gesagten ergiebt sich auch ohne weiteres, dass der Scheinmantel von Stilifer als Bildung der Schnauze dem Scheinfusse von Thyca nicht entspricht.

3) Sind die bis jetzt besprochenen Parasiten typische Schnecken und als solche wenigstens bei genauerer Untersuchung leicht kenntlich, so ist bei zwei weiteren Parasitenarten die Schneckenorganisation so

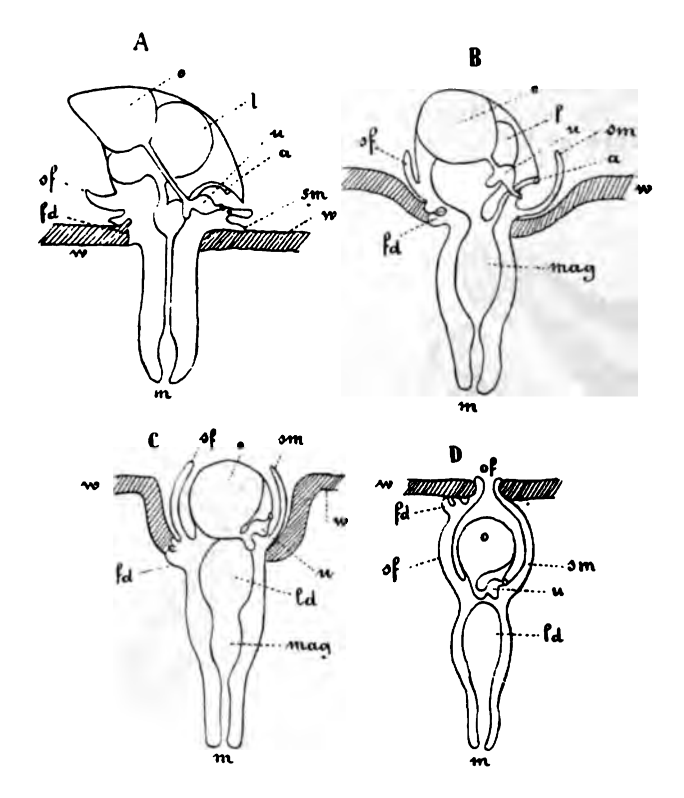



Fig. 360. *A, B, C, D* **Hypothetische Zwischenstadien zwischen Thyca und Stilifer einerseits und Entocolax** (Fig. 361) **andererseits,** nach SCHIEMENZ. 1889. *a* After, *d* Darm, *fd* Fussdrüse, *l* Leber (Verdauungsdrüse), *ld* Leberdarm, *m* Mund. *mag* Magen, *o* Ovarium, *of* Oeffnung des Scheinmantels, *sf* Scheinfuss, *sm* Scheinmantel, *u* Uterus, *w* Körperwand des Wirthes.

stark modificirt, dass man sie schwerlich für Schnecken oder überhaupt für Mollusken halten würde, wenn nicht wenigstens von der einen Form festgestellt wäre, dass ihre Larven Schneckenlarven sind. Die Organisation dieser beiden Parasiten ist bei der Unkenntniss oder unvollständigen Kenntniss ihrer Entwickelung und bei dem Fehlen zur typischen Schneckenorganisation überleitender Zwischenformen schwer zu entziffern.

Entocolax Ludwigii lebt endoparasitisch in der Leibeshöhle einer Holothurie (Myriotrochus Rinkii), mit dem einen Ende des wurmförmigen Körpers an der Leibeswand der Holothurie befestigt. Die in

Fig. 361 schematisch dargestellte Organisation wurde wohl in zutreffender Weise durch Annahme einiger hypothetischer Zwischenstadien interpretirt, durch welche eine Thyca- oder Stilifer-ähnliche Schnecke, zum Endoparasitismus übergehend, zu einer Entocolax-ähnlichen Form würde. Fig. 360 A zeigt das erste Stadium, das noch lebhaft an Thyca erinnert und noch ectoparasitisch ist, Fig. B, C, D sind weitere Stadien. In dem Maasse, als die Schnecke endoparasitisch wird und die Beziehungen zur Aussenwelt aufgiebt, verschwinden die Sinnesorgane, die Schale, die Mantelhöhle mit der Kieme. Der Magen bildet sich, als besonderer Abschnitt des Darmes, zurück, die Verdauungsdrüse (Leber) wird zu einem einfachen, unverzweigten Sack des Darmes, welcher seinen Enddarm und After einbüsst. Jeglicher Zerkleinerungsapparat am Eingang des Darmes wird entbehrlich. Der Scheinmantel wird immer grösser und umhüllt den immer kleiner und rudimentär werdenden Eingeweidesack, welcher schliesslich nur noch die Geschlechtsorgane beherbergt. Auf Stadium D ragt das ganze Thier schon frei in die Leibeshöhle des Wirthes vor, befestigt an seiner Leibeswand durch einen verlagerten Theil des Scheinfusses und mit der Aussenwelt nur noch durch die Oeffnung des Scheinmantels communicirend. Wird auch diese letzte Beziehung zur Aussenwelt aufgegeben, d. h. rückt auch der ganze Scheinmantel mit seiner Oeffnung in die Leibeshöhle des Wirthes, so haben wir eine Form vor uns, welche dem endoparasitischen Entocolax Ludwigii (Fig. 361) entspricht. Bei dieser Form dient die vom Scheinmantel umschlossene Höhle, in welche der mit einem Receptaculum seminis ausgestattete Eileiter ausmündet, als Behälter für die befruchteten Eier, deren erste Furchungsstadien bei dem einzig bekannt gewordenen (weiblichen) Exemplar in ihr angetroffen wurden.

4) Noch stärker deformirt als Entocolax ist Entoconcha mirabilis, ein Endoparasit, welcher in einer Holothurie, Synapta digitata, gefunden worden ist. Der Körper des Parasiten stellt einen langen, wurmförmigen, gewundenen Schlauch dar, der mit dem einen Ende am Darm des Wirthes befestigt ist, während der Schlauch im Uebrigen frei in der Leibeshöhle flottirt. Die Organisation des Thieres ist noch nicht genügend untersucht. Fig. 362 stellt dieselbe in sehr vereinfachter und schematischer Weise dar und soll dazu dienen, einen Vergleich mit Entocolax zu ermöglichen. Ob dieser Vergleich, für den wir auf die Figurenerklärung verweisen, zutreffend ist, steht vor der Hand dahin. Vor allem ist bis jetzt keine Ausmündung des Ovariums in den als Höhlung des Scheinmantels gedeuteten Brutraum, der mit (in der Figur nicht dargestellten) Embryonen erfüllt ist, beobachtet worden. In einer in der Nähe des befestigten Endes des Schlauches befindlichen Erweiterung des Schlauches findet sich eine Anzahl von freiliegenden „Hodenbläschen“, über deren wirkliche Bedeutung nur neue Untersuchungen Aufklärung bringen können [1].

Die im Brutraume von Entoconcha enthaltenen Embryonen zeigen im Allgemeinen den Bau von Gastropodenlarven. Sie besitzen eine spiralig gewundene Schale, in welche der Körper zurückgezogen werden kann, ein Operculum, ein kleines Velum, die Anlagen von 2 Tentakeln,

1) Eine Notiz (HARRINGTON, N. R., 1897, Science, Vol. 5), die kürzlich über die Entoconchidae veröffentlicht wurde, ist zu knapp gefasst, als dass sich Weiteres über diese Parasiten sagen liesse; immerhin geht aus derselben hervor, dass die Geschlechter getrennt sind.

2 Gehörbläschen, einen Fuss, einen Darm, der nach dem einen (späteren) Beobachter nur aus Mund, Pharynx, Oesophagus und Leberrudiment bestehen soll, während er nach dem älteren Beobachter complet ist, und ferner eine Kiemenhöhle mit in Querreihen stehenden, langen Wimpern. Weiter ist über die Entwickelung und Lebensgeschichte von Entoconcha nichts bekannt.

Fig. 361. Fig. 362.

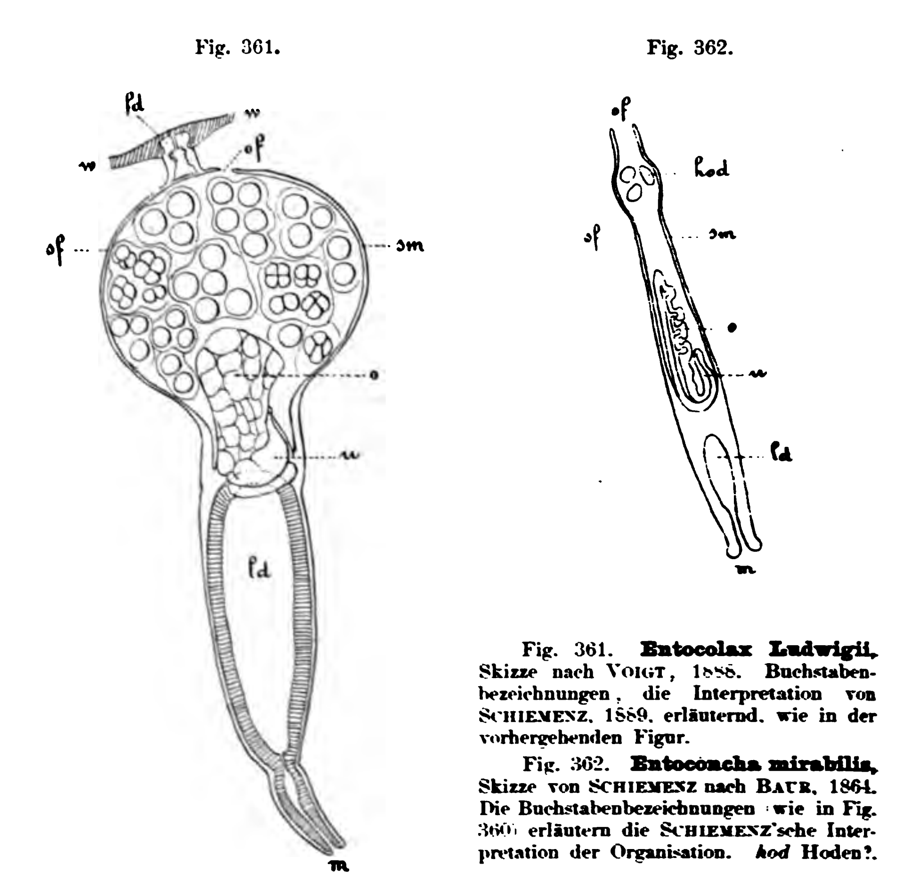



Fig. 361. **Entocolax Ludwigii.** Skizze nach VOIGT, 1888. Buchstabenbezeichnungen, die Interpretation von SCHIEMENZ, 1889, erläuternd, wie in der vorhergehenden Figur.

Fig. 362. **Entoconcha mirabilis.** Skizze von SCHIEMENZ nach BAUR, 1864. Die Buchstabenbezeichnungen (wie in Fig. 360) erläutern die SCHIEMENZ'sche Interpretation der Organisation. *hod* Hoden?.

Ueber parasitische Larven von Lamellibranchiern (Unionidae) wird im ontogenetischen Abschnitte Einiges mitgetheilt werden.

## XXII. Festsitzende Schnecken.

Von mehreren Formen festsitzender Schnecken, welche bekannt sind, möge hier nur Vermetus, dessen innere Organisation genauer untersucht wurde, kurz besprochen werden. Vermetus besitzt eine Schale, welche, anstatt zu dem bekannten Schneckengehäuse aufgewunden zu sein, eine Kalkröhre darstellt, die sich vom Meeresboden, mit welchem ihre Spitze verkittet ist, frei erhebt. Die Schale hat grosse Aehnlichkeit mit den kalkigen Wohnröhren von Röhrenwürmern, z. B. von Serpula.

Die Larve aber besitzt eine typisch gewundene Schale, und auch beim jungen Thier, das sich festgeheftet hat, ist die Schale noch spiralig gewunden. Bei fortschreitendem Wachsthum aber berühren sich die Windungen der Schale nicht mehr, und die Schale wächst schliesslich röhrenförmig aus.

Die typische Organisation der Prosobranchia monotocardia, zu denen Vermetus gehört, erscheint durch die festsitzende Lebensweise wenig beeinflusst. Entsprechend der Form der Schale ist der Eingeweidesack sehr langgestreckt, fast wurmförmig. Darm, Circulationssystem, Niere, Mantel, Kieme, Nervensystem sind typisch entwickelt. Die Geschlechter sind getrennt, es fehlen Copulationsorgane, die bei der festsitzenden Lebensweise keine Rolle spielen können. Der Kopf ist wohlentwickelt und der kräftige Pharynx wohlbewaffnet. Wenn das Thier (nicht zu stark) gereizt wird, so soll es sich nicht sofort, wie dies andere Schnecken thun, in die Schale zurückziehen, sondern zubeissen. Der Fuss ist stempelförmig, cylindrisch abgestutzt, unter dem Kopf nach vorn gerichtet. Da er als Locomotionsorgan functionslos ist, dient er als Träger des Operculums nur zum Verschliessen der Schale und, wohl vermittelst der Fussdrüse, zur Erzeugung von Schleim. Vermetus soll in der That copiöse Schleimmassen absondern, dieselben eine Zeit lang schleierartig im Wasser ausgespannt halten und sodann sammt allem, was daran kleben bleibt, verschlucken. Das Thier soll sich in dieser Weise die zu seiner Ernährung dienenden kleinen Organismen fischen.

## XXIII. Ontogenie.

(In diesem Abschnitt werden weder die Erscheinungen der Eireifung, noch der Befruchtung behandelt; ebenso sind im Litteraturverzeichniss die einschlägigen Arbeiten nicht berücksichtigt. Es sei in dieser Hinsicht, wie auch bezüglich der Furchung und Keimblätterbildung bei den Mollusken, über die wir nur ganz kurze Angaben machen, auf ein früheres Kapitel des Lehrbuches (I. Band) verwiesen, in welchem diese Vorgänge für das ganze Gebiet der wirbellosen Thiere im Zusammenhange betrachtet werden.)

### A. Amphineura.

1) Ontogenie von Chiton Polii (Fig. 363). Das Ei besitzt wenig Nahrungsdotter. Die Furchung ist eine totale und etwas inäquale. Es bildet sich eine Coelogastrula durch Invagination. a) Der Blastoporus der Gastrulalarve bezeichnet das Hinterende der Larve. Ein Paar Entodermzellen nahe dem Rückenrande des Blastoporus zeichnen sich durch besondere Grösse aus. Man sieht auf dem Längsschnitt dorsal- und ventralwärts im Ectoderm je 2 Zellen mit grösserem Kern; sie gehören einem zweizeiligen Ring von Zellen an, auf dem sich der präorale Wimperkranz entwickelt, welcher bei den Mollusken als Velum bezeichnet wird (Fig. 363 A).

b) Auf einem weiteren Stadium erscheint der Blastoporus etwas gegen die Bauchseite verschoben, und es beginnt an seinem Rande eine Einwucherung von Ectodermzellen: Beginn der Bildung des ectodermalen Stomodaeums. Am hinteren und oberen Rande des Blastoporus zeigt

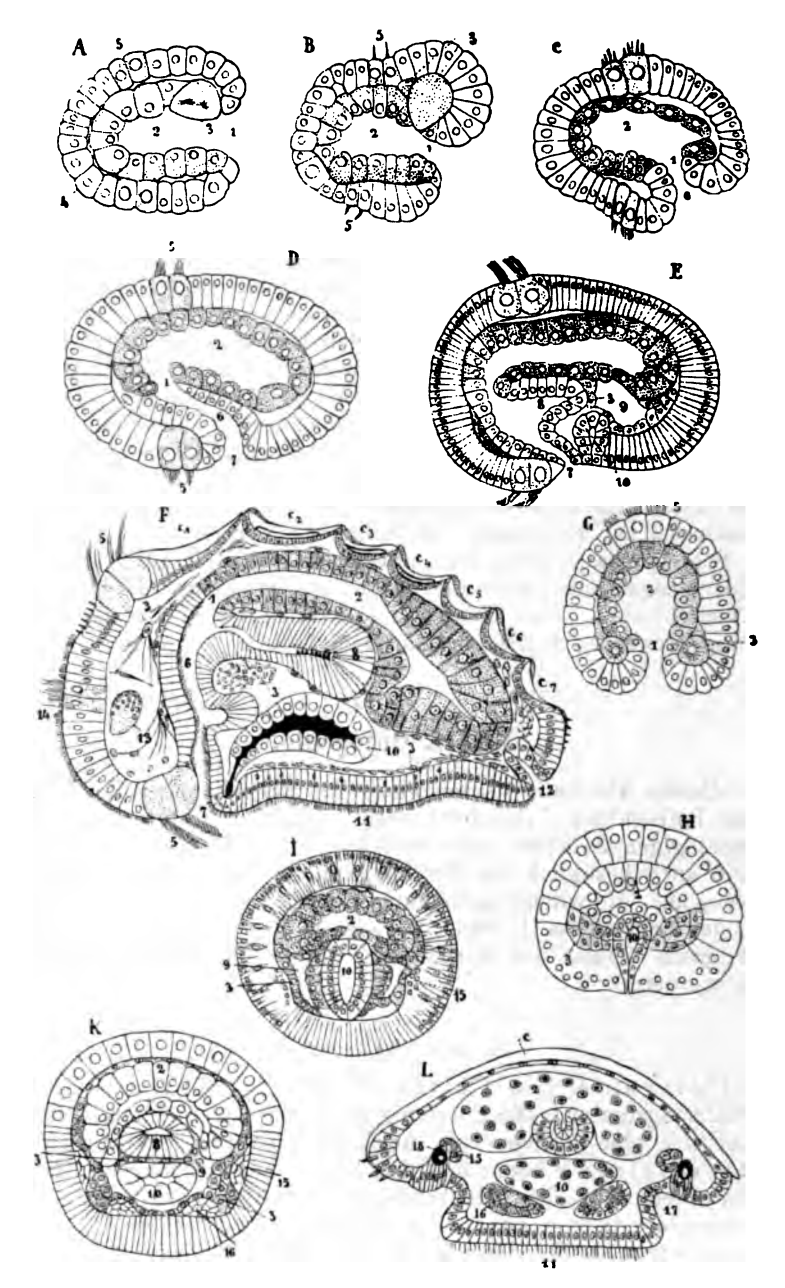



Fig. 363. **Entwickelung von Chiton Polii,** nach KOWALEVSKY, 1883. ***A—F*** Sechs Entwickelungsstadien von der Gastrula bis zum jungen Chiton auf annähernd medianen Längsschnitten. ***G*** Frontalschnitt durch Stadium ***C*** schief vom oberen Theil des Velum nach dem Blastoporus. ***H***, ***I***, ***K***, ***L*** Querschnitte von vier Entwickelungsstadien hinter dem Munde. *1* Blastoporus, *2* Urdarm, Mitteldarm, *3* Mesoderm, *4* Ectoderm, *5* Velum, präoraler Wimperkranz, *6* Stomodaeum, Schlund, *7* Mund, *8* Radulascheide, *9* Leibeshöhle, *10* Fussdrüse, in Fig. ***I*** Oesophagus, *11* Fuss, *12* After mit Proctodaeum, *13* Cerebralganglion, *14* Scheitelschopf, *15* Pleurovisceralstränge, *16* Pedalstränge, *17* Mantelfurche, *18* Auge, *c* Schale, $c_1—c_7$ die 7 zuerst angelegten Schalenstücke.

der abgebildete Schnitt eine zwischen Entoderm und Ectoderm liegende Zelle, wohl eine Mesodermzelle (B).

c) Die Larve streckt sich in die Länge; durch fortgesetzte Einwucherung von Ectodermzellen bildet sich ein deutliches, durch den Blastoporus in den Urdarm führendes Stomodaeum (embryonaler Schlund), welches sich noch weiter auf die Bauchseite in der Richtung nach vorn verschiebt (C).

d) Fig. 363 G stellt einen schief, von vorn und oben nach hinten und unten geführten, das Stomodaeum interessirenden Schnitt durch eine etwas ältere Larve dar und zeigt zu den Seiten des Blastoporus die ersten Mesodermzellen. Diese stammen wahrscheinlich vom Entoderm ab und treten symmetrisch zu beiden Seiten des Blastoporus auf.

e) Ein Medianschnitt durch ein nächstes Stadium (D) lässt in der Mittelebene noch keine Mesodermzellen erkennen. Dagegen erscheint jetzt der Mund auf der Bauchseite nach vorn bis ganz an den Wimperkranz oder das Velum verschoben, dessen doppelte Zellenreihe sich sehr deutlich erkennen lässt.

f) Querschnitt eines älteren Stadiums (H). Die Mesodermzellen haben sich vermehrt und sind in 2 Gruppen zu Seiten des Stomodaeums, zwischen Ecto- und Entoderm, angeordnet.

g) Auf einem folgenden Stadium, welches uns Fig. 363 E im Längsschnitt vorführt, zeigt die Larve vor allem eine stärkere Entwickelung des Mesoderms, in welchem ein Hohlraum, die Leibeshöhle, aufgetreten ist. Eine nach hinten gerichtete Ausstülpung des Stomodaeums stellt die erste Anlage der Radulascheide dar. Hinter dem Munde ist, offenbar von Ectoderm gebildet, eine sackförmige Einstülpung aufgetreten, welche als Fussdrüse bezeichnet wurde, obschon nicht ermittelt wurde, was aus ihr beim erwachsenen Thier wird. (Siehe weiter unten.)

h) Durch das Auftreten der Leibeshöhle werden die Zellen des Mesoderms in 2 Lagen geschieden, von denen die innere, das viscerale Blatt, sich dem Darm, das äussere oder parietale Blatt dem Ectoderm anlegt (vergl. Querschnitt Fig. 363 I). Rechts und links zeigt sich in der Tiefe des Ectoderms auf dem Querschnitt die Anlage der Pleurovisceralstränge. In ähnlicher Weise entstehen die Pedalstränge und vorn, in dem vom präoralen Wimperkranze umsäumten Scheitelfelde die Anlage des supraösophagealen Centralnervensystems als Scheitelplatte, d. h. als Verdickung des Ectoderms, welche ein Büschel längerer Wimperhaare trägt.

i) Auf späteren Stadien (F, K, L) löst sich das Centralnervensystem mit den Pleurovisceral- und den Pedalsträngen vom Ectoderm los und bekommt seine mesodermale Lage. Auf dem Rücken treten als Cuticularbildungen die Anlagen von 7 Schalenplatten auf. Die achte, hinterste entsteht erst später. Eine hintere Einstülpung des Ectoderms stellt offenbar die Anlage des Proctodaeums (embryonaler Enddarm mit After) dar. In der Radulascheide treten die ersten Radulazähne auf. Das ganze Scheitelfeld und die Gegend des Fusses bedeckt sich mit Wimpern. Im dorsalen Ectoderm treten an den schalenlosen Stellen die ersten Kalkstachelchen auf. Im hinteren Körpertheile stellt eine dichte Ansammlung von Mesodermelementen offenbar eine mesodermale Bildungszone dar.

Auf diesem Stadium verlässt die Larve die Eihülle, um frei herumzuschwimmen und sich nach Rückbildung des Wimperkranzes bald in

einen zu Boden sinkenden jungen Chiton umzuwandeln. Während dieser Umwandlung treten vorn am Körper ventral 2 seitliche larvale Augen auf. Die Entwickelung des Circulationssystems, der Nephridien, Geschlechtsorgane und Ctenidien wurde nicht verfolgt.

— — —

In neuerer und jüngster Zeit ist die Ontogenese anderer Chitonidenformen, besonders von Ischnochiton magdalenensis, soweit die ersten Entwickelungsstadien in Betracht kommen, sehr genau untersucht worden. Wie bei anderen Mollusken schon früher, wurde bei der genannten Form insbesondere die Zellfolge ab ovo, die spätere Bestimmung der einzelnen Furchungszellen genau festgestellt. Da wir, wie am Eingange dieses Abschnittes bemerkt, aber gerade auf diese ersten Vorgänge der Entwickelung gar nicht oder nur kurz eintreten wollen, begnügen wir uns mit einigen wenigen Bemerkungen.

Wichtig erscheint vor allem, dass der Modus der Furchung und besonders auch die Mesodermbildung wesentliche Uebereinstimmung zeigen mit dem, was für eine Reihe anderer Mollusken, speciell Gastropoden und Lamellibranchier, durch neuere Untersuchungen eruirt werden konnte. Die Blastomeren des Vierzellenstadiums geben nach einander 3 Quartette von Ectodermzellen ab. Auf einem relativ späten Furchungsstadium (72 Zellen) tritt die Mesodermanlage als Urmesodermzelle auf, die von dem (linken) hinteren Macromer (auf das Vierzellenstadium bezogen) abgeschnürt wird. Dieses Macromer, wie die 3 anderen, liefert sonst nur noch Entoderm, und es entsteht also die Mesodermanlage thatsächlich im engsten Zusammenhange mit dem Entoderm. Später erfolgt die bilateral-symmetrische Theilung der Urmesodermzelle und die Ausbildung der Mesodermstreifen. Die Gastrulation geht, wie schon für Chiton Polii angegeben wurde, durch Invagination vor sich, die sich am vorderen Rande des Blastoporus stärker ausprägt als am hinteren. Gleichzeitig senken sich schon am vorderen Blastoporusende die ectodermalen Bildungszellen des Stomodaeums ein. Indem auf der Rückenfläche des sich entwickelnden Embryos rasche Zellvermehrung auftritt, wird der Abstand von Velarfeld und hinterem Blastoporusrand stark vergrössert, während umgekehrt die Entfernung des vorderen Blastoporusrandes vom Velum relativ sich verkleinert und auch absolut abnimmt, indem das hier gelegene Ectoderm sich zur Bildung des Stomodaeums einsenkt. So kommt der Mund auf der Ventralseite gleich hinter das Velum zu liegen.

Die am 7. Tage ausschlüpfende Larve trägt starke Cilien, unter denen besonders ein in der Mitte des Velarfeldes gelegener, aus ganz wenigen Cilien bestehender Wimperschopf auffällt. Die freischwimmende Lebensweise wird jedoch nicht lange beibehalten, denn sehr bald geht die trochophoraartige Larve zur Metamorphose über und wandelt sich um, wie es oben beschrieben wurde. Erwähnt sei besonders die Beobachtung, dass das Velum bei der Metamophose abgeworfen wird. Der Fuss, der schon früher angelegt wurde, erscheint als unpaare mediane Verdickung ventral direct hinter dem Munde. Die Fussdrüse dient den jungen Thieren vermuthlich zum Festheften. Es sei an der Stelle gleich bemerkt, dass nach neueren Angaben sich in seltenen Fällen (so z. B. bei Boreochiton marginatus, Ischnochiton ruber) bei erwachsenen Chitoniden bestimmte, localisirte Drüsenbezirke der Fusssohle nachweisen lassen, die vermuthlich auf die Fussdrüse der Embryonen zurückgeführt

werden können. Von der Schale treten zuerst die Tegmenta, erst bedeutend später die Articulamenta auf.

In einzelnen Fällen ist Brutpflege und sogar Viviparie (bei Callistochiton viviparus) nachgewiesen worden.

2) Solenogastres. Was die Ontogenie der Solenogastriden anbetrifft, so liegt bis jetzt bloss eine noch recht unvollständige Mittheilung über die Entwickelung von Dondersia (Myzomenia) banyulensis vor, welche gerade hinreicht, das Verlangen nach einer genaueren Kenntniss noch zu vergrössern. Die Furchung ist eine inäquale totale und verläuft unter Micromerenbildung. Der Vorgang der Gastrulation scheint die Mitte zu halten zwischen Epibolie und Invagination. Der Blastoporus bezeichnet das hintere Leibesende der Larve, die durch 2 Ringfurchen in drei hintereinander liegende Regionen zerfällt. Die vordere besteht aus 2 Zellringen und entspricht offenbar einem Scheitelfeld. Sie ist theilweise bewimpert, trägt in der Mitte eine Gruppe längerer Wimperhaare, unter welchen bald eines als Flagellum prädominirt. Die zweite, aus einem einzigen Zellenring bestehende Region trägt einen Ring langer Cilien und stellt offenbar das Velum dar. Die dritte Region besteht aus zwei kurzbewimperten Zellenreihen, von denen die hintere den Blastoporus umgrenzt. Bei einer älteren Larve erscheint ein hinterer Theil der Larve in eine Einstülpung des vorderen Theiles zurückgezogen. Nur aus diesem hinteren Theil, dem Embryonalzapfen, soll der ganze Körper der Dondersia oder doch weitaus der grösste Theil desselben hervorgehen. Am Embryonalzapfen treten zunächst beiderseits der Mittellinie 3 Paare hintereinander liegender, einander dachziegelförmig bedeckender Spicula, die noch in ihren Bildungszellen enthalten sind, auf. Sie brechen sodann nach aussen durch, und ihre Zahl vermehrt sich dadurch, dass vorn immer neue Paare hinzutreten. Der Embryonalzapfen verlängert sich und bekommt eine ventrale Krümmung. Der Vorderkörper mit dem Velum und dem Scheitelfeld reducirt sich und erscheint schliesslich nur noch als eine Art Kragen am Vorderende des Körpers. Die Larve sinkt zu Boden und wirft den ganzen Vorderkörper mit dem Velum und dem Scheitelfelde ab. (Aehnliche Erscheinungen, Abwerfen oder Resorption von Larventheilen, die bei der Larve eine grosse Rolle gespielt, stark functionirt haben, sind im Thierreich weit verbreitet; man vergl. die Abschnitte über die Ontogenie der Würmer [z. B. Nemertinen, Phoronis etc.], der Arthropoden [z. B. Insectenmetamorphose], der Echinodermen u. s. w.)

Auf dem Rücken der jungen Dondersia lassen sich jetzt sieben hintereinander liegende, dachziegelförmig nur wenig übereinander greifende Kalkplatten unterscheiden, welche aus rechteckigen, nebeneinander gelagerten Spicula bestehen (Fig. 364 C). Diese Beobachtung ist von grosser Bedeutung mit Rücksicht auf die Chitonschale, die beim erwachsenen Thier aus 8, bei der älteren Larve aber nur aus 7 Schalenstücken besteht. Sollte es sich sicher herausstellen, dass die Solenogastriden ein Chitonstadium durchlaufen, so würde dadurch die Auffassung, dass sie viel mehr specialisirte Thiere als die Polyplacophoren und von Chiton-ähnlichen Formen abzuleiten sind, eine fast entscheidende Stütze erhalten.

Ausser den sieben dorsalen Kalkplatten besitzt die junge Dondersia noch zahlreiche kreisförmige Kalkspicula, welche die Seitentheile be-

decken. Die Bauchseite ist nackt. Ein Mund fehlt noch, die Entodermmasse ist noch nicht hohl, jederseits zwischen Entoderm und Haut findet sich ein solider Mesodermstreifen.

Weitere, ganz kurze Angaben über die Entwickelung von Proneomenia aglaopheniae zeigen, dass deren Ontogenese ähnlich verläuft wie diejenige der Dondersia. Wir können hier nicht auf die, wie

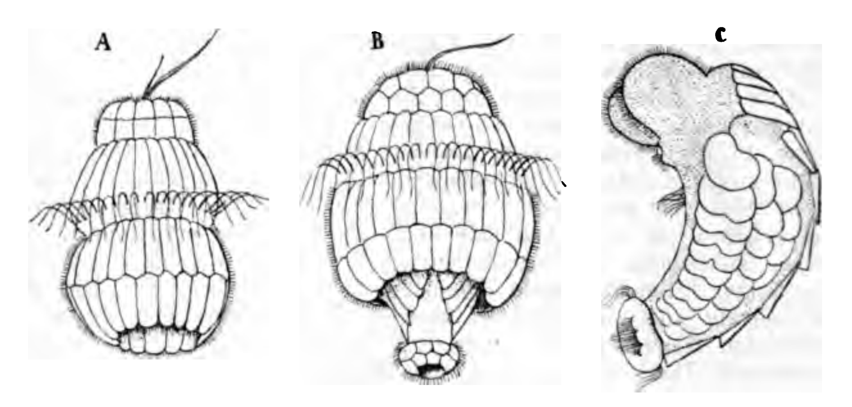



Fig. 364. **Dondersia (Myzomenia) banyulensis.** *A* 36 Stunden alte Larve. *B* 100 Stunden alte Larve. *C* Junge Dondersia unmittelbar nach der Verwandlung (7. Tag). Nach PRUVOT, 1890.

es scheint, recht complicirten Vorgänge bei der Metamorphose und Organbildung eingehen, um so mehr, als darüber nur diese vorläufige Mittheilung vorliegt. Das ganze Ecto-, Meso- und Entoderm des fertigen Thieres soll aus dem primären Entoderm der Gastrula hervorgehen.

## B. Gastropoda.

In der ersten Auflage dieses Lehrbuches wurde als Beispiel einer Gastropodenentwickelung die Ontogenie von Paludina vivipara gewählt. Seither hat sich nun in Bezug auf die ersten Entwickelungsvorgänge gerade dieser Form eine Controverse erhoben, und es sind in manchen Punkten von der früheren Darstellung stark abweichende Angaben gemacht worden. Wir belassen aber das genannte Beispiel dennoch, weil bis dahin die gesammte Embryonalentwickelung von keinem anderen prosobranchiaten Gastropoden in der Vollständigkeit bekannt ist, wie von Paludina. Wir werden die abweichenden neueren Angaben jeweilen erwähnen.

Die Entwickelung von Paludina vivipara verläuft im Inneren des Mutterthieres. Das Ei ist relativ arm an Nahrungsdotter. Durch Invagination bildet sich eine Coelogastrula, deren Blastoporus das Hinterende des Keimes bezeichnet und zum After wird. Es bildet sich kein Proctodaeum. Der ganze Darm vom Magen bis zum After geht aus dem Entoderm hervor. Dem gegenüber steht nun die neuere Angabe, dass sich der Blastoporus vollständig schliesst, und zwar von vorn nach hinten, und dass an der Stelle, wo der letzte Rest des Urmundes sich geschlossen hat, als leichte Ectodermeinstülpung der After auftritt. Nach einer früheren Darstellung geht die Bildung des

Mesoderms in folgender Weise vor sich. Das Mesoderm legt sich als ventrale hohle Ausstülpung des Urdarmes an, welche sich bald vom Darme losschnürt und als eine nach vorn in zwei Zipfel auslaufende Blase zwischen Darm und Ectoderm in der Furchungshöhle liegt (Fig. 365 A, B, C). Diese Blase dehnt sich rechts und links um den Darm herum nach dem Rücken aus, um den Darm schliesslich dorsalwärts ganz zu umwachsen. Ihre äussere Zellwand, welche sich dem Ectoderm anlegt, stellt das parietale, die innere Wand, welche sich dem Darm

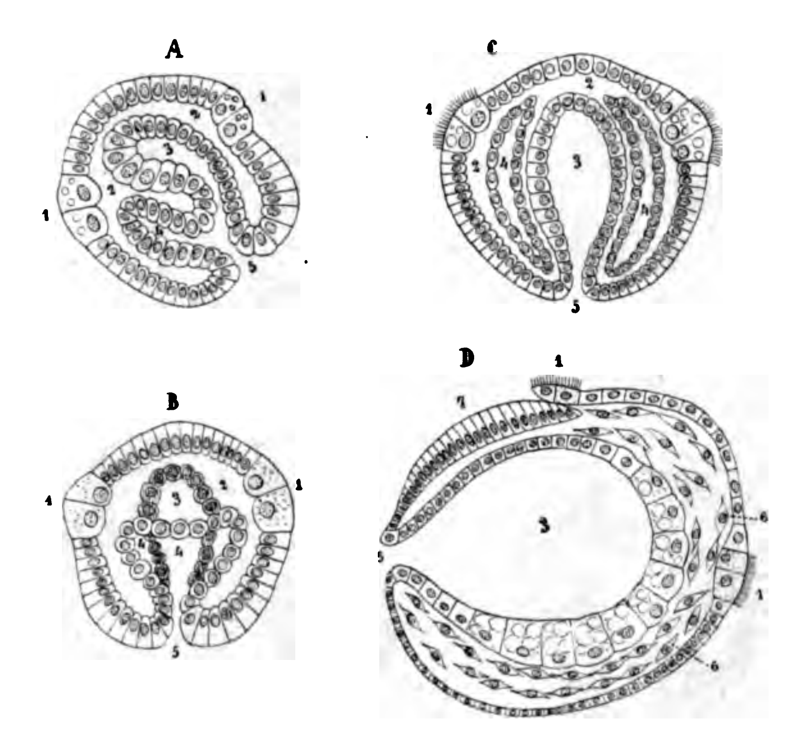



Fig. 365. **Entwickelung von Paludina vivipara**, nach v. ERLANGER, 1891. *A* und *B* Stadium nach der Gastrula, mit Anlage des Mesoderms und Cöloms als Ausstülpung des Urdarms. *A* Im medianen optischen Längsschnitt. *B* Im horizontalen optischen Längsschnitt. *C* Horizontaler optischer Längsschnitt durch einen Embryo, bei welchem sich der Cölomsack ganz vom Darm getrennt hat. *D* Sagittaler optischer Längsschnitt durch einen Embryo, dessen Mesoderm sich schon aufgelöst hat und in Spindelzellen zerfallen ist. *1* Velum, *2* Furchungshöhle, *3* Urdarm, *4* Cölom, *5* Blastoporus, *6* Mesodermzellen, *7* Schalendrüse.

anlegt, das viscerale Blatt des Mesoderms dar. Rasch lockert sich der Zusammenhang der Mesodermzellen (Fig. 365 D); sie nehmen Spindelgestalt an und erfüllen schliesslich als ein zelliges Maschenwerk die Furchungshöhle.

Nach der jüngsten Darstellung dieser Vorgänge verläuft die Mesodermbildung wesentlich anders: Bis zum Ende der Gastrulabildung sind mesodermale Elemente nicht nachweisbar; dann kommt die Anlage des mittleren Keimblattes zu Stande, indem aus dem Ectoderm Zellen auswandern, und zwar an einer beschränkten Stelle der Ventralseite, die der Verschlussstelle des Blastoporus entspricht. Die auswandernden

Ectodermzellen gruppiren sich zu einer einheitlichen Mesodermschicht, die in der Furchungshöhle ventral vom Urdarm liegt und diesen von beiden Seiten umfasst. Nachher löst sich das einheitliche Mesoderm, wie schon früher angegeben wurde, wieder auf, indem sich seine Zellen regellos in der Furchungshöhle zerstreuen. Von dem Auftreten eines Urdarmdivertikels ist keine Rede; ebenso wenig ist in der Mesodermanlage eine Höhlung bemerkbar, so dass man nicht von parietalem und visceralem Blatt sprechen kann (Fig. 366 A, B, C).

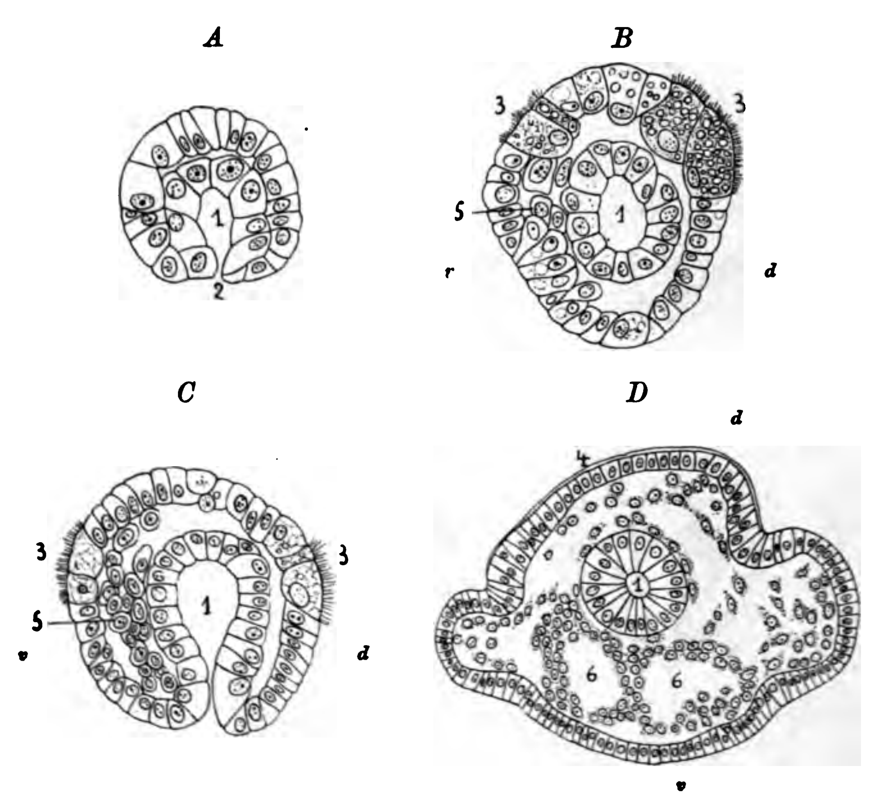



Fig. 366. **Entwickelungsstadien von Paludina vivipara,** nach TÖNNIGES, 1896. *A* Ausgebildete Gastrula ohne Mesoderm (Längsschnitt). *B* Vorgerückteres Stadium der Mesodermbildung (sagittaler Längsschnitt). *C* Noch älteres Stadium (sagittaler Längsschnitt). Auswanderung der Mesodermzellen aus dem Ectoderm grösstentheils vollendet. *D* Aelterer Embryo (Querschnitt). Aus den Mesodermzellen haben sich 2 Pericardbläschen gebildet. *d* Dorsal, *v* ventral. *1* Urdarm, *2* Blastoporus. *3* Velum, *4* Schale, *5* Mesodermzellen. *6* Pericard.

Inzwischen ist das Velum aufgetreten. Dorsalwärts zwischen dem Velum und dem After stülpt sich die Schalendrüse ein. Der Oesophagus bildet sich durch eine Einstülpung des Ectoderms, welche sich bald mit dem Mitteldarm in Verbindung setzt. Indem sich auch eine paarige Urniere anlegt, gelangt eine typische Molluskentrochophora zur Ausbildung, welche anfänglich ganz symmetrisch ist, und bei welcher der After hinten in der Mediane liegt.

Nachdem sich der Oesophagus gebildet hat, ballen sich jederseits unter dem Darm Mesodermzellen zu einem Zellhaufen zusammen, in

welchem bald eine Höhlung auftritt. So entstehen zwei „Säcke, welche in der Mittellinie zusammenrücken, bis sie aneinander stossen und zu einem einheitlichen verschmelzen, dessen paariger Ursprung noch eine Zeit lang durch ein mittleres Septum documentirt wird. Der auf solche Weise entstandene Sack ist der Herzbeutel" (Fig. 366 D).

Diese Angaben über die Bildung des Pericards, sowie auch die in Folgendem gegebene Darstellung über die weitere Entwickelung werden in allen wesentlichen Punkten durch die neueste Untersuchung über die Ontogenie von Paludina bestätigt; nur insofern bedarf das bisher Gesagte, abgesehen von der Mesodermbildung, einer Correctur, als die Zellhaufen, aus denen die beiden Pericardialsäckchen hervorgehen, nicht durch Zusammenballen der in der Furchungshöhle zerstreuten Mesodermzellen entstehen, sondern aus einer eigenen Ectodermwucherung, die ebenfalls an der Verschlussstelle des Blastoporus stattfindet, ihren Ursprung nehmen. Die Auswanderung von Ectodermzellen zur Bildung mesodermaler Elemente hat sich übrigens bis in diese späteren Stadien fortgesetzt.

Fig. 367 A stellt einen etwas weiter entwickelten Embryo von der rechten Seite gesehen dar. Unter und hinter dem Munde erkennt man schon die vorragende Fussanlage, an welcher rechts und links durch Einstülpung des Ectoderms die Gehörblase entstanden ist. Im Scheitelfeld stellt rechts und links eine Hervorragung die Anlage der Fühler dar, an deren Basis die Anlagen der Augen als Ectodermgruben auftreten. Die Schalendrüse hat eine Schale abgesondert. Durch stärkeres Wachsthum des von der Schale bedeckten Körpertheils ist der After gegen die Bauchseite verschoben. Unmittelbar hinter dem After wölbt sich das Ectoderm vor zur Anlage der Mantelfalte, so dass der After in den Grund einer noch seichten Grube, der Anlage der Mantel- oder Kiemenhöhle, zu liegen kommt. Es ist von grosser Wichtigkeit, zu constatiren, dass auf diesem äusserlich noch symmetrischen Stadium die Mantelhöhle und der After hinten am Körper liegen. Der Vorderdarm (Oesophagus) hat sich stark verlängert. Am Magen hat sich ventralwärts die Verdauungsdrüse in Form eines weiten Sackes ausgestülpt, steht aber mit ihm noch durch eine weite Oeffnung in Verbindung. (Eine specielle Untersuchung der Entwickelung der „Leber" von Paludina hat ergeben, dass dieselbe auf einem Stadium als paarige, rechts und links vom Mitteldarme gelegene Ausstülpung erscheint, und dass nachher sich die rechtsseitige Anlage zurückbildet. Siehe übrigens auch Weiteres im Abschnitt Darmkanal.) Das Pericard, welches immer noch die Scheidewand zeigt, hat sich schon etwas von unten auf die rechte Seite des Magens verschoben. Es erfolgt nun die Anlage des definitiven Nephridiums in folgender Weise (Fig. 367 D). In jedem Abschnitt des Pericards (der linke ist kleiner als der rechte) bildet sich eine Ausstülpung der Pericardwand. Die rechte Ausstülpung wird zum secernirenden Abschnitt der bleibenden Niere, der linke bildet sich zurück, muss aber als ein vorübergehend auftretendes Rudiment der (ursprünglich) linken Niere betrachtet werden. Die unter dem Pericard gelegene Mantelhöhle dringt rechts und links pericardwärts in Form eines Zipfels vor. Der fortwachsende rechte Zipfel setzt sich mit der Anlage der rechten Niere in Verbindung und bildet den Ausführungsgang derselben. Der linke wächst nicht weiter und verbindet sich nicht mit dem linken Nierenrudiment.

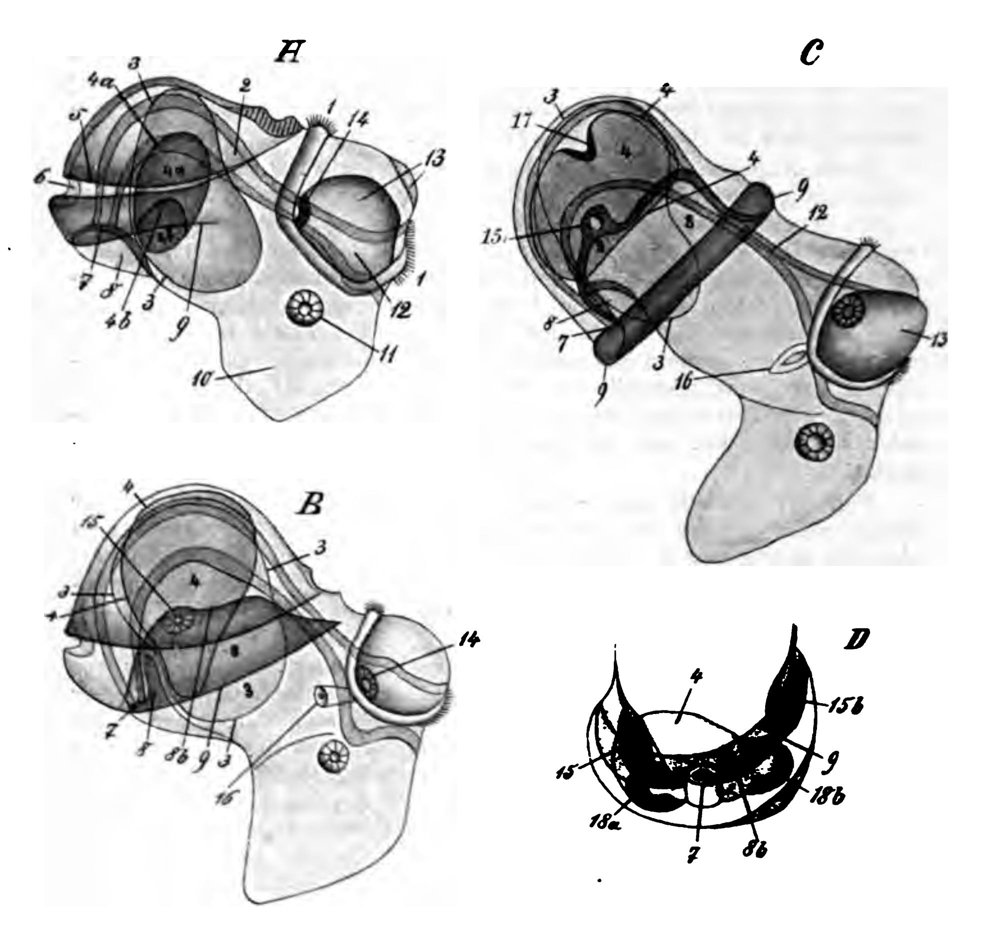



Fig. 367. **Entwickelung von Paludina vivipara,** nach v. ERLANGER, 1891. ***A*** Ansicht von der rechten Seite eines Embryos, bei welchem das Pericard durch ein Septum in zwei Theile getheilt ist. ***B*** Dieselbe Ansicht eines etwas älteren Embryos mit einheitlichem Pericard. ***C*** Dieselbe Ansicht eines älteren Embryos, bei welchem die erste Anlage des Herzens aufgetreten ist. ***D*** Ventrale Ansicht des Hinterendes eines Embryos, bei welchem die Asymmetrie des Eingeweidesackes aufzutreten beginnt. Der After liegt noch median, aber die Mantelhöhle ist rechts (in der Figur links) schon tiefer. *1* Velum, *2* Mitteldarm, *3* Verdauungsdrüse (Leber), *4* Pericard, *4a* und *4b* die durch ein Septum getrennten Abtheilungen des Pericards, *5* freier Rand der Schale, *6* Schalenfalz, *7* After, *8* Mantelhöhle, *8b* Grund der Mantelhöhle = Basis der Mantelfalte, *9* freier Rand des Mantels, *10* Fuss, *11* Gehörorgan, *12* Schlund, *13* Kopffühler, *14* Auge, *15* Ausführungsgang des (anfänglich) rechten Nephridiums, *15b* rudimentärer Ausführungsgang der (anfänglich linken Niere, *16* Urniere, *17* Herzanlage, *18a* rechte, *18b* rudimentäre linke Niere.

Ein weiteres Stadium ist in Fig. 367 B von der rechten Seite abgebildet. Die wichtigsten Veränderungen sind: Die Augengrube hat sich als Augenblase abgeschnürt. Die Mantelfalte ist weiter nach vorn gewachsen und rechtsseitig tiefer geworden. Das einheitliche Pericard ist ganz auf die rechte Seite des Magens gerückt und findet sich über dem nach vorn und unten umbiegenden Enddarm. Der Körper ist schon asymmetrisch.

Auf dem folgenden Stadium, Fig. 367 C, ist die hintere und dorsale Körperregion schon deutlich vom Körper abgesetzt als Eingeweidebruchsack; die diese Region bedeckende Schale hat sich bedeutend vergrössert. Die Mantelfalte ist viel breiter und die Mantelhöhle viel tiefer geworden und liegt grösstentheils auf der rechten Körperseite. Die schlingenförmige Krümmung des Darmes ist viel mehr ausgesprochen. An der hinteren und dorsalen Seite des Pericards senkt sich die Pericardwand in Form einer Rinne ein, die sich bald zu einem Rohre schliesst, der Anlage des Herzens. Die beiden Oeffnungen der Röhre, an welchen die Herzwand in die Pericardwand übergeht, communiciren mit der Leibeshöhle. Die Herzröhre schnürt sich in der Mitte ein, ihr vorderer Abschnitt wird zum Vorhof und Anfang der Kiemenvene, ihr hinterer Abschnitt zur Herzkammer und zum Anfang der Körperaorta.

Fig. 368 A zeigt einen etwas älteren Embryo, welcher schon die Gestalt der erwachsenen Schnecke besitzt. Das Velum ist reducirt; eine ventrale Ausbuchtung des vorderen Schlundabschnittes stellt die Anlage der Radulascheide dar. Herzkammer und Vorhof sind deutlich unterscheidbar. Am Fusse hat eine Ectodermeinsenkung das junge Operculum gebildet. Die rechtsseitige Mantelhöhle, in welche der Enddarm mündet, erstreckt sich jetzt auch nach links auf die Vorder- und Dorsalseite des scharf abgesetzten Eingeweidesackes. Die Kieme tritt in Gestalt von Höckern an der Innenfläche der Mantelhöhle auf, das Osphradium links von der Kieme als ein ectodermaler Höcker.

Fig. 368 B zeigt uns endlich einen Embryo, bei welchem die Mantelhöhle schon die vorderständige Lage am Eingeweidesack eingenommen hat. Ctenidium und Osphradium haben sich weiter entwickelt. Das Velum ist nur noch auf Schnitten als reducirtes Organ nachweisbar. Das Stadium ist wichtig wegen der Anlage der Geschlechtsorgane, die in beiden Geschlechtern identisch ist. Eine Ausstülpung der (mesodermalen) Herzbeutelwand, welche sich von dieser sondert, stellt die Anlage der Gonade dar, während eine dieser entgegenwachsende Ausstülpung des Grundes der Mantelhöhle die (ectodermale) Anlage des Geschlechtsleiters darstellt. Letzterer entsteht auf der einen Seite des Afters in derselben Weise, wie der Ausführungsgang der bleibenden Niere auf der anderen Seite, und es bestätigt somit die Ontogenie die Vermuthung, zu der wir auf vergleichend-anatomischem Wege (p. 373) gekommen sind, dass der Geschlechtsleiter der Monotocardier einem Theil der rechten, ursprünglich und beim jungen Embryo linken (bei den Monotocardiern scheinbar fehlenden) Niere der Diotocardier entspreche.

Die Gefässe entstehen sehr frühzeitig als Lückenräume zwischen Mesoderm und Ectoderm resp. Entoderm, welche von Mesodermzellen umwachsen werden und erst secundär mit dem Herzen in Verbindung treten.

Alle Ganglien des Nervensystems: die Cerebral-, Pleural-, Pedal- und Parietalganglien und das Visceralganglion entstehen gesondert von einander als Ectodermverdickungen, die sich vom Ectoderm durch Delamination abschnüren. Erst secundär treten sie durch auswachsende Nervenfasern mit einander in Verbindung. Die Parietalganglien speciell entstehen rechts und links am Mittelkörper, rücken aber bald, bei der Verschiebung der Organe des Eingeweidesackes, das eine über, das andere unter den Darm. Die Anlage des Visceralganglions

soll dorsal vom Enddarm auftreten und erst später unter denselben zu liegen kommen.

Die hier kurz citirten Beobachtungen über die Entwickelung von Paludina sind nach vielen Richtungen von grösster Bedeutung, indem sie

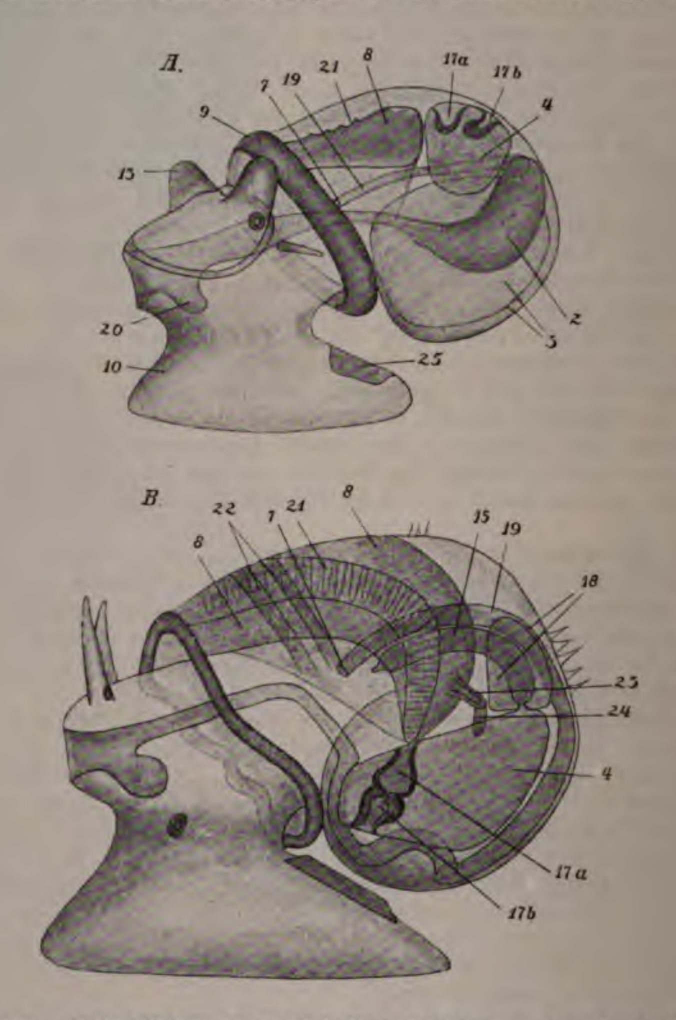



Fig. 368. **Entwickelung von Paludina vivipara,** nach v. ERLANGER, 1891. *A* Ansicht eines Embryos, bei welchem die erste Anlage der Kieme aufgetreten ist. *B* Ansicht eines nahezu reifen Embryos. Beide Ansichten von der linken Seite. Bezeichnungen wie in Fig. 367. Ferner: *17a* Vorhof, *17b* Kammer des Herzens, *18* Nephridium, *19* Enddarm, *20* Anlage des Radulasackes, *21* Kiemenanlage, *22* Osphradium (SPENGEL's Organ), *23* Anlage des Geschlechtsganges, *24* Anlage der Gonade, *25* Operculum.

die Resultate der vergleichend-anatomischen Forschung auf das unzweideutigste erhärten. Wir heben noch Folgendes hervor:

1) Die Art der Entstehung des Pericards ist der Auffassung desselben als einer secundären Leibeshöhle sehr günstig. Von Wichtigkeit ist, dass das Pericard, anfänglich paarig, durch eine später schwindende Scheidewand in 2 seitliche Hälften getrennt ist.

Diese Angabe wird auch von jener Seite, welche die Entstehung der Mesodermanlage aus einer Urdarmausstülpung bestreitet, bestätigt. Die erste Anlage des Mesoderms steht mit der Pericardbildung in keinem directen Zusammenhange, insofern sich ja jene unter allen Umständen wieder verwischt, indem sich die Zellen in der Furchungshöhle zerstreuen.

Auch darin, dass das Pericard schliesslich selbständig aus einer Ectodermwucherung hervorgeht, ohne Betheiligung der zuerst ausgewanderten, zum Mesoderm sich umwandelnden Ectodermzellen, kann man wohl noch keinen triftigen Einwand gegen eine Auffassung desselben als secundärer Leibeshöhle erblicken; es beweist dieses Verhalten nur, dass bei Paludina das Mesoderm, über dessen Auffassung wir ja hier nicht discutiren, vollkommen vom Ectoderm abstammt und dass die secundäre Leibeshöhle (das Pericard) nicht aus Urdarmausstülpungen hervorgeht. Auf die viel gewichtigeren Einwände, die sich aus der Ontogenie von Limax ergeben, kommen wir unten zu sprechen.

2) Die Thatsache, dass die Gonade als eine Ausstülpung des Pericards sich anlegt, erhärtet die vergleichend-anatomisch gewonnene Ansicht, dass auch die Gonadenhöhle eine secundäre Leibeshöhle ist.

3) Der After und die Mantelhöhle liegen anfänglich symmetrisch hinten am Körper und kommen erst durch asymmetrisches Wachsthum zuerst auf die rechte Seite des Eingeweidesackes und schliesslich an seine Vorderseite zu liegen.

Der für Paludina geschilderte Entwickelungsmodus findet sich, wenn wir von den frühesten Stadien (speciell der Keimblätterbildung) absehen, auch bei anderen Formen wieder; die Entwickelung von B i t h y n i a, die daraufhin speciell untersucht wurde, stimmt in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen von Paludina überein; nur kommt bei Bithynia keine (ursprünglich) linke, rudimentäre Niere mehr zur Anlage.

Die E n t w i c k e l u n g d e r ü b r i g e n G a s t r o p o d e n wollen wir, abgesehen von einem Beispiel aus der Gruppe der Pulmonaten, das weiter unten behandelt wird, nicht eingehend besprechen. In neuerer Zeit ist vor allem den ersten Entwickelungsvorgängen, speciell der Furchung und Keimblätterbildung, die grösste Aufmerksamkeit geschenkt worden, und es liegen von verschiedenen Formen (wir erwähnen unter anderen nur Umbrella, Crepidula, Limax) eingehende und äusserst sorgfältige Untersuchungen vor. Da wir aber gerade diese ersten Entwickelungsphasen nicht weiter behandeln wollen, wie oben schon bemerkt wurde, verweisen wir bloss auf das Litteraturverzeichniss.

Im Allgemeinen ist der Nahrungsdotter im Ei etwas reichlicher vorhanden als bei der lebendig gebärenden Paludina, wo die überaus geringe Menge desselben offenbar mit den günstigen Ernährungsbedingungen der Embryonen im Zusammenhang steht.

Die Furchung verläuft mit wenigen Ausnahmen nach einem ausserordentlich übereinstimmenden Modus, der durch die Schemata (Fig. 369) illustrirt wird.

Die 4 Blastomeren des Vierzellenstadiums schnüren nacheinander je 4 Micromeren ab (d. h. Quartette von Micromeren, gewöhnlich, vielleicht durchweg 3), die den Macromeren auf der animalen Seite als Ectodermkappe aufsitzen. Aus den Macromeren geht schliesslich Entoderm und Mesoderm hervor.

Ohne weiter darauf einzugehen, erwähnen wir nur, dass die Furchung im Allgemeinen nach dem spiraligen Typus verläuft, d. h. dass die Bla-

stomeren einer Generation in der Lagerung zu den Axen des sich furchenden Keimes gegenüber ihren Mutterzellen um einen bestimmten Winkel abweichen. Es wurde nun die höchst interessante Thatsache festgestellt, dass bei solchen Schnecken, bei denen Eingeweidesack und Schale des ausgewachsenen Thieres linksgewunden sind, die Richtung der Spiralen der einzelnen Furchungsstadien gerade eine umgekehrte ist, wie bei den entsprechenden Stadien der rechtsgewundenen Formen. Ob

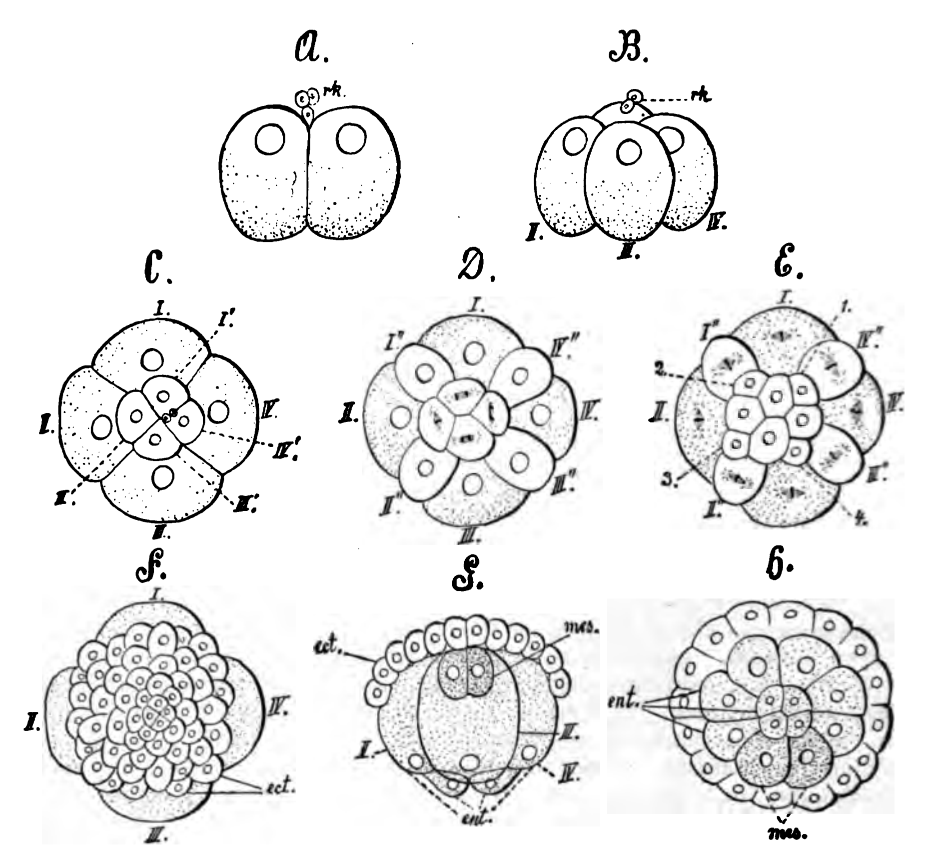



Fig. 369. *A—H* **Schemata zur Erläuterung der Furchung und Keimblätterbildung bei den Gastropoden** (hauptsächlich nach RABL und BLOCHMANN), aus KORSCHELT und HEIDER, Lehrb. d. vergl. Entwickelungsgeschichte. ***A*** und ***B*** Von der Seite, ***C—F*** vom animalen Pol, ***H*** vom vegetativen Pol aus gesehen, ***G*** ist als optischer Durchschnitt gedacht. *I—IV* bezeichnen die grossen Furchungskugeln, von denen sich nach und nach die kleineren (*I'—IV'*, *I''—IV''*) abschnüren, *1—4* Mikromeren, welche von *I'—IV'* aus entstehen. *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *rk* Richtungskörper.

überhaupt und in welcher Hinsicht zwischen diesen Erscheinungen, d. h. der Windungsrichtung der Spiralen bei der Furchung und der Windungsrichtung des Körpers des erwachsenen Thieres ein Zusammenhang besteht, ist bis dahin ganz unabgeklärt.

Es liegen auch Beobachtungen vor über das Verhalten und die weitere Furchung isolirter Blastomeren; doch können wir hierauf nicht eintreten.

Der Blastoporus entspricht der Lage nach der Stelle des späteren Mundes, oft, vielleicht sogar in der Mehrzahl der Fälle, bleibt er offen, wobei aber doch der Oesophagus durch Einsenkung von Ectodermzellen entsteht. Das erwähnte Verhalten von Paludina, wo an Stelle des sich schliessenden Blastoporus der After entsteht, bildet eine Ausnahme.

Die Anlage des Mesoderms bei Paludina, sei es nun in Form einer Ausstülpung des Urdarmes, oder sei es, nach der neueren Darstellung, durch Auswanderung von Ectodermzellen in die Furchungshöhle, steht auf alle Fälle bis jetzt bei den Mollusken vereinzelt da. Dies hängt wohl mit der Dotterarmuth der Eier von Paludina zusammen. Bei den übrigen Gastropoden nimmt das Mesoderm in schon für die anderen Mollusken beschriebener Weise seinen Ursprung aus 2 symmetrischen, grossen Urmesodermzellen am hinteren Rande des Blastoporus, die mehr das Aussehen von Entoderm- als von Ectodermzellen haben und frühzeitig in die Furchungshöhle rücken.

In der grossen Mehrzahl der Fälle ist es gelungen, das Mesoderm schliesslich auf ein bestimmtes Macromer zurückzuführen, auf dasjenige nämlich, das auf dem Vierzellenstadium als linkes hinteres oder bei anderer Orientirung einfach als hinteres bezeichnet wird. Gewöhnlich trennt sich, nachdem das Ectoderm in Form der verschiedenen Micromerenquartette abgeschieden worden, von diesem Macromer eine Zelle, die dann direct durch Zweitheilung oder auf etwas complicirtere Weise die Urmesodermzellen liefert. Diese Bildungsweise des Mesoderms ist, wie durch die neueren Untersuchungen festgestellt wurde, nicht nur auf die Gastropoden beschränkt, sondern findet sich auch bei anderen Mollusken, z. B. bei Chitoniden und Lamellibranchiern, und weiterhin auch bei vielen Anneliden.

Es mehren sich ferner die Angaben, dass die Urmesodermzellen und Mesodermstreifen nicht die ausschliessliche Quelle der mesodermalen Bildungen sind, sondern dass ein Theil derselben aus Zellen hervorgeht, die in letzter Linie aus dem Ectoderm stammen und für sich in die Furchungshöhle einwanderten. So scheint denn der Fall von Paludina, wo das Mesoderm nur aus auswandernden Ectodermzellen entsteht, nicht so ganz isolirt dazustehen. Von besonderem Interesse und für die Auffassung des Mesoderms, die wir hier nicht discutiren, im Allgemeinen von Wichtigkeit ist der gleich unten zu berührende Nachweis, dass bei Limax, bei welcher Form Urmesodermzellen und Mesodermstreifen vorkommen, Pericard, Herz und Niere, also typisch mesodermale Organe, direct aus dem Ectoderm hervorgehen.

Ueberall bildet sich eine Veligerlarve, d. h. eine Trochophora mit Molluskencharakteren: 1) der dorsalen Schalendrüse mit der Embryonalschale, und 2) der ventralen Fussanlage.

Doch ist der Habitus dieser Veligerlarve in verschiedenen Abtheilungen oft recht verschieden, was vorwiegend mit der Ernährungs- und Lebensweise der Embryonen oder Larven zusammenhängt.

Bei den marinen Gastropoden, also der grossen Mehrzahl der Prosobranchier (incl. Heteropoden) und allen Opisthobranchiern, verlässt der Embryo frühzeitig als junge, freischwimmende Veligerlarve die Eihülle. Unter den Pulmonaten ist bei den amphibisch an Meeresküsten lebenden Oncidiiden eine typisch ausgebildete Veligerlarve nachgewiesen, die jedoch die Eihülle nicht verlässt; die ausschlüpfende junge Schnecke

besitzt bereits die Gestalt des Mutterthieres. Aehnliches ist auch von Neritina, einem im Süsswasser lebenden Prosobranchier, bekannt. Bei allen diesen Formen ist der präorale Wimperkranz stark ausgebildet. Meist wölbt sich der Ectodermboden des Wimperkranzes nach aussen vor, so dass dieser letztere von einem deutlichen Ringwulst getragen wird. Ja, es wächst jederseits der Ringwulst zu einem grösseren oder kleineren Lappen aus, welcher an seinem Rande die kräftigen und langen Cilien trägt und gelegentlich selbst wieder in einen oberen und unteren

Fig. 370.

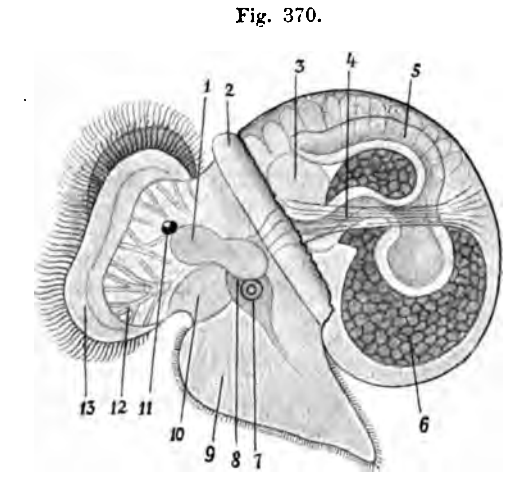



Fig. 371.

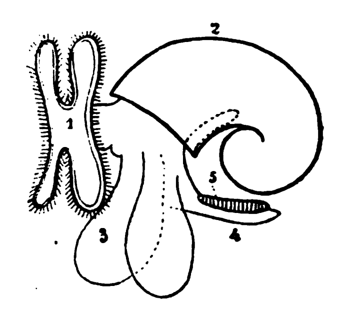



Fig. 371. **Larve von Cymbulia** (Pteropode), von der linken Seite, nach GEGENBAUR. *1* Velum, *2* Schale, *3* Parapodien (Flossen), *4* Fuss mit Deckel *5*.

Fig. 370. **Larve von Oncidium celticum (Oncidiella celtica)**, von der linken Seite, nach JOYEUX-LAFFUIE, 1882. *1* Cerebralganglion, *2* Mantelrand, *3* Anlage der Gonade, *4* larvaler Schalenmuskel, *5* Enddarm, *6* Anlage der Verdauungsdrüse, *7* Gehörorgan, *8* Pedalganglion, *9* Fuss, *10* Schlund, *11* Auge, *12* verzweigte Muskelzellen des Velums, *13* Velum.

Lappen sich ausziehen kann. Das ist das ächte Velum der freischwimmenden Gastropodenlarven, ihr einziges Bewegungsorgan. In seinem Inneren spannen sich von Wand zu Wand contractile Mesodermzellen (Muskelzellen) aus, die ihm einen hohen Grad von Contractilität verleihen. Bei den älteren Larven kann der Kopf mitsammt dem Velum in die Schale zurückgezogen werden.

Es ist wahrscheinlich, dass das Velum bei der Larve auch respiratorisch thätig ist, vielleicht sogar vermöge seiner Contractilität propulsatorisch für die Leibesflüssigkeit wirkt.

Bei den Süsswasser- und Landgastropoden — sofern sie nicht lebendig-gebärend sind — verharrt der Embryo längere Zeit in der Eihülle und verlässt dieselbe erst als junge Schnecke, nachdem sich die Larvenorgane (Velum, Urniere, Kopfblase, Fussblase oder Podocyste) schon in der Eihülle zurückgebildet haben. Auch bei diesen Formen ist die im Ei enthaltene Masse von Nahrungsdotter nicht sehr ansehnlich, dagegen wird in die Eikapsel mit dem Ei eine ansehnliche Masse von Eiweiss abgelagert, welches dem sich entwickelnden Embryo zur Nahrung dient, sei es, dass es durch dessen Körperwand diffundirt oder dass es vom Embryo verschluckt wird. Die Eikapseln sind immer gross, in einzelnen Fällen, z. B. bei tropischen Landschnecken, sehr gross, bis zur

Grösse kleiner Vogeleier; aber ihre Grösse wird nicht, wie etwa bei den Cephalopoden, bedingt durch die Grösse des enthaltenen Eies, sondern durch die Masse des Eiweisses, in welches das kleine Ei eingebettet ist. Die reife Eikapsel enthält in ihrem Inneren schon eine ansehnliche junge Schnecke mit wohlentwickelter Schale.

Bei den Land- und Süsswasserschnecken kann also das Velum nicht als Bewegungsorgan dienen; es ist als solches reducirt auf einen einfachen Wimperring oder auf 2 seitliche Wimperstreifen. Bei den Embryonen einzelner Landschnecken wurde es völlig vermisst. Dagegen tritt eine ursprüngliche Nebenfunction, die respiratorische und die propulsatorische, in den Vordergrund. Die Nackengegend wölbt sich nämlich sehr stark vor und bildet die bisweilen enorme Kopfblase (Fig. 372 und 376), welche regelmässige Pulsationen ausführt. In ähnlicher Weise ist häufig der hintere Fussabschnitt zu einer pulsirenden Fussblase oder Podocyste erweitert. Kopfblase und Fussblase und ähnliche „Larvenherzen" bilden sich gegen das Ende des Embryonallebens zurück.

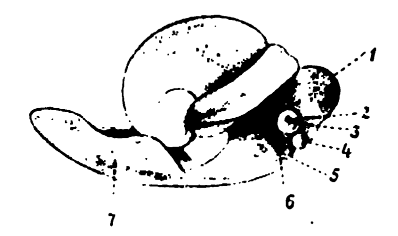



Fig. 372. **4 mm grosser Embryo von Helix Waltoni,** von der rechten Seite, nach P. und F. SARASIN, 1888. *1* Kopfblase, *2* oberer Tentakel (Augententakel), *3* Auge, *4* unterer Tentakel, *5* Mundlappen, *6* Sinnesplatte, *7* Podocyste.

Wir wollen nun in kurzen Zügen die Entwickelung einer Nacktschnecke aus der Gruppe der Stylommatophoren, nämlich von Limax maximus, betrachten, da diese Form neuerdings wieder Gegenstand eingehender Untersuchung war, und da die Organbildung in manchen Punkten ganz wesentlich von der abweicht, welche für Paludina beschrieben wurde.

Die Furchung verläuft bei Limax maximus nach dem gewöhnlichen Schema der Gastropodenfurchung, nur tritt auf späteren Stadien der Grössenunterschied zwischen Macromeren und Micromeren wesentlich zurück. Auch die Mesodermbildung erfolgt in einer für die grosse Mehrzahl der Gastropoden typischen Weise. Es gliedert sich von dem ursprünglichen hinteren Macromer eine Urmesodermzelle ab, die bald in die Furchungshöhle hineinrückt und sich in 2 Zellen theilt, welche 2 Mesodermstreifen Ursprung geben (Fig. 373). Eine Betheiligung des Ectoderms an der Mesodermbildung findet nicht statt. Es entsteht eine Gastrula durch Invagination. Der Blastoporus geht, ohne zum Verschlusse zu kommen, in den Mund über (Fig. 374 u. 375).

Frühzeitig treten die Anlagen der Schalendrüse und des Fusses auf. Das Ectoderm beginnt sich an der vorderen Seite vom Entoderm abzuheben, so dass zwischen beiden ein Raum entsteht, der sich bald mächtig vergrössert und die oben erwähnte Kopfblase darstellt. Inzwischen hat sich die Schalendrüse tief eingestülpt, und sie schnürt sich schliesslich als vollkommen geschlossene Blase vom Ectoderm ab. (Limax besitzt eine innere Schale, aber auch bei einigen Formen mit wohl entwickelter äusserer Schale, z. B. Succinea, Clausilia, schliesst

sich merkwürdigerweise die Schalendrüse vollkommen, um sich freilich nachher wieder zu öffnen.) Ein Stomodaeum wurde durch Ectodermeinstülpung gebildet (Fig. 375 A und B). Die Kopfblase erreicht in

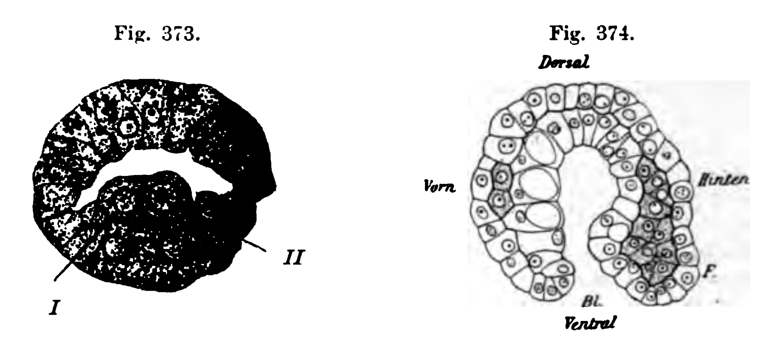



Fig. 373. **Furchungsstadium von Limax maximus** mit 2 Mesodermzellen (*I* und *II*), Schnitt, nach MEISENHEIMER, 1896.

Fig. 374. **Gastrula von Limax agrestis,** Sagittalschnitt, nach KOFOID, 1895, orientirt nach MEISENHEIMER, 1896. *Bl* Blastoporus, *F* Fuss.

den ersten Larvenstadien eine enorme Grösse, so dass der übrige Körper daneben beinahe verschwindet. Etwas später tritt ein zweites Larvenorgan auf, die Podocyste, die als eine blasenförmige Erweiterung des Fusshöckers entsteht (Fig. 376). Bei Limax ist die Podocyste allein contractil und als pulsatorisches Organ thätig; die Kopfblase wird höchstens passiv etwas zum Anschwellen oder Zusammensinken gebracht. Das Gleiche gilt auch für andere, vielleicht für alle Pulmonaten. Ein Paar Urnieren, von denen wir noch weiter unten sprechen werden, kommen zur Anlage.

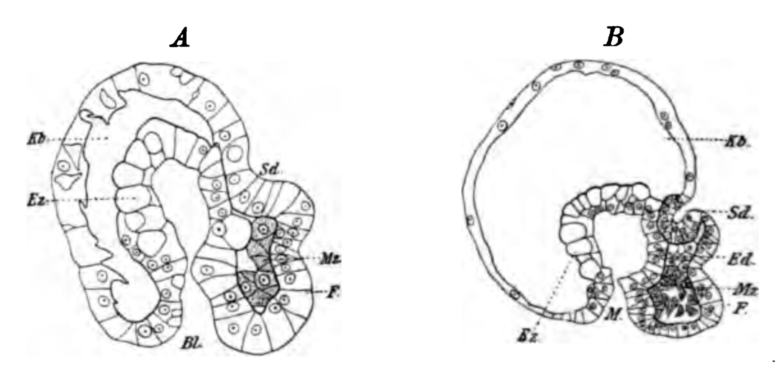



Fig. 375. **Sagittalschnitte durch Embryonalstadien von Limax maximus,** nach MEISENHEIMER, 1896. *A* Ganz junger Embryo mit erster Anlage der Kopfblase. *B* Etwas älterer Embryo mit stärker entwickelter Kopfblase. *Kb* Kopfblase, *Sd* Schalendrüse, *Ed* Enddarm, *Mz* Mesodermzellen, *F* Fuss, *M* Mund, *Bl* Blastoporus, *Ez* Entodermzellen.

Als Einstülpung des Ectoderms tritt in der Gegend, wo sich die Schalendrüse gebildet hatte, die Lungenhöhle auf, und es grenzt sich nun das Mantelfeld deutlich ab, indem sich der Rand aufrollt und abhebt; zugleich erfährt dieses Mantelfeld von der Mittellinie des Körpers weg eine Drehung nach der rechten Seite hin. Von der eigentlichen,

durch Einstülpung entstandenen Lungenhöhle lässt sich noch eine distal gelegene Mantelhöhle unterscheiden, die mit jener communicirt und in die Enddarm und Niere ausmünden. In der Lungenhöhle zeigt sich bald die Anlage der Lunge durch Faltenbildung und Auftreten von Gefässen zwischen den Falten. Der Darmkanal bildet sich in wesentlich anderer Weise, als für Paludina beschrieben wurde. Aus dem Urdarm gehen nur

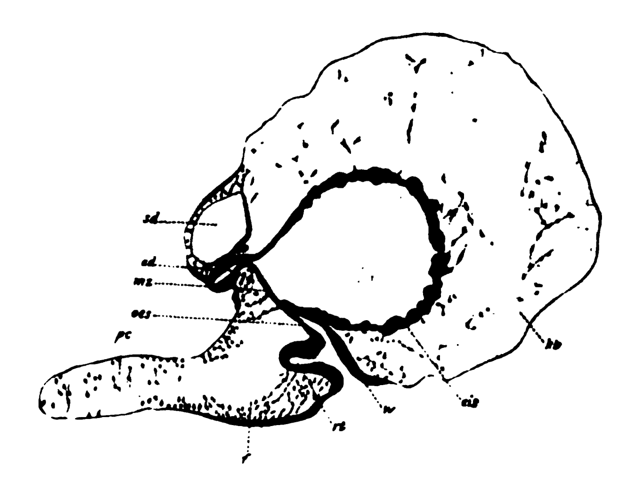



Fig. 376. **Sagittalschnitt durch einen Embryo von Limax maximus, bei dem Kopfblase und Podocyste entwickelt sind,** nach MEISENHEIMER, 1898. *kb* Kopfblase, *eis* Eiweisssack, *w* Wimperwulst, *rt* Radulatasche, *f* Fuss, *pc* Podocyste, *oes* Oesophagus, *mz* Magenzellen, *ed* Enddarm, *sd* Schalendrüse.

Magen und Verdauungsdrüse hervor; das ectodermale Stomodaeum giebt dem Vorderdarm mit seinen Anhangsgebilden (Zungenapparat, Speicheldrüsen) Ursprung. Der auf den Magen folgende Abschnitt des Mitteldarmes und der Enddarm gehen vollständig aus dem Ectoderm hervor. Es bildet sich zwischen Schalendrüse und Fussanlage eine Ectodermeinstülpung, die sich abschnürt und alsdann mit dem entodermalen Urdarm in Verbindung tritt (Fig. 375 und 376). Secundär erfolgt darauf der Durchbruch des Afters. Der Enddarm mündet in die Mantelhöhle nahe ihrer äusseren Mündung und verschiebt sich mit dieser auf die rechte Seite hinüber. Diese rein ectodermale Entstehung des grössten Theiles des Mitteldarmes und Enddarmes, die mit aller Sorgfalt festgestellt wurde, lässt sich mit dem, was darüber bei Paludina und auch anderen Prosobranchiern, z. B. Crepidula, ebenfalls in eingehender Untersuchung ermittelt wurde, in keiner Weise in Einklang bringen.

Ebenso abweichend von der gewöhnlichen Bildungsweise verhält sich bei Limax maximus die Entwickelung von Pericard, Herz und Niere. Herz und Niere gehen aus einer gemeinsamen Anlage hervor, die rechts vom Enddarme unter der Schalendrüse als Zellhaufen rein ectodermalen Ursprunges auftritt (Fig. 377). Diese Anlage wächst ins Körperinnere vor und sondert sich dann in 2 Theile, von denen der dem Ectoderm anliegende zu einem Bläschen mit Höhlung wird und die Anlage der Niere vorstellt, während der andere Theil Herz und Pericard aus sich hervorgehen lässt. Zuerst bildet sich der Herzschlauch aus, und erst nachträglich entsteht durch Auftreten von Spalträumen in dessen Wandung und Abheben der äusseren Zellschichten das Pericard. Zu der Nierenanlage tritt als ectodermale Einstülpung der primäre Ureter hinzu, und die eigentliche

Niere sendet zum Pericard hin einen Ast, der zum Renopericardialgang wird. Schliesslich bildet sich der secundäre Ureter durch Verschluss einer Rinne der Mantelhöhle.

So sehr nun die bei Paludina beschriebene Art und Weise der Entstehung des Pericards der Auffassung desselben als secundärer Leibeshöhle günstig ist, eine Auffassung, für die übrigens die vergleichend-

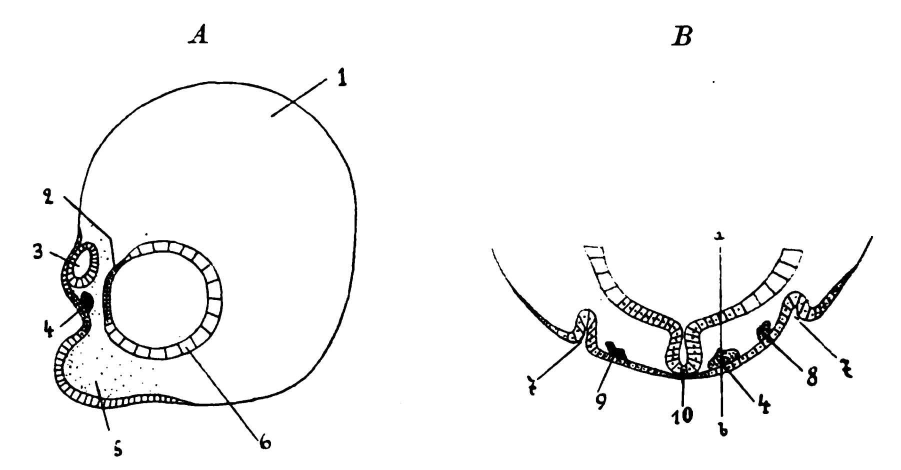



Fig. 377. **2 Schnitte durch Embryonen von Limax maximus zur Demonstration der Herz- und Nierenanlage,** nach MEISENHEIMER, 1898. *A* Sagittalschnitt, geführt durch die rechte Körperhälfte des Embryos in der Richtung *a b* der Fig. 377 *B*, *B* Frontalschnitt, senkrecht geführt zum Sagittalschnitt der Fig. 377 *A* in der Höhe der Herz-Nierenanlage (*4*). *1* Kopfblase, *2* Mitteldarm, *3* Schalendrüse, *4* Herz-Nierenanlage, *5* Fuss, *6* Eiweisszellen, *7* Urnieren, *8* rechtes, *9* linkes Parietalganglion, *10* Enddarm.

anatomischen Thatsachen mit aller Deutlichkeit sprechen, so wenig lässt sich mit dieser Anschauung das oben geschilderte Verhalten bei Limax in Einklang bringen. Wir erinnern nochmals daran, dass hier Urmesodermzellen und Mesodermstreifen vorhanden sind, die zu der Herz-, Nieren- und Pericardanlage in keiner Beziehung stehen.

Weiter wollen wir aus der Entwickelung von Limax nur noch Weniges hervorheben. Anfänglich liegen die hauptsächlichsten Eingeweide (Darm, Herz, Niere) ganz ausserhalb des Fusses unterhalb des Schalenbläschens in einem deutlichen Eingeweidesack. Erst nachträglich verschieben sich diese Organe in den Fuss hinein, und der Eingeweidesack verstreicht (Fig. 378 und 379). Dies steht in bester Uebereinstimmung mit der auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnenen Ableitung der schalenlosen Nacktschnecken von beschalten Formen (vergl. p. 54).

Von den Anlagen des Nervensystems und der Sinnesorgane heben wir nur hervor, dass die Cerebralganglien, wie allgemein bei den Pulmonaten, am Grunde eines Paares tiefer Einstülpungen des Ectoderms, speciell der Scheitelplatte, auftreten, am Grunde der Cerebraltuben, eine Entstehungsweise, die wir bei Dentalium und bei gewissen Lamellibranchiern wieder antreffen werden. Alle Ganglien legen sich getrennt an, wie dies schon für Paludina hervorgehoben wurde. Im Laufe der Entwickelung zeigen sich zerstreut am Körper, besonders aber am Fusse

und in den Cerebraltuben eigenthümliche Hautsinnesorgane von ähnlichem Bau wie die in der Mundhöhle einiger Gastropoden, z. B. Fissurella, beschriebenen Sinnesknospen, oder wie sie allgemeiner verbreitet bei Anneliden vorkommen. Sie sinken später in die Tiefe und nehmen am Aufbau des Nervensystems Antheil.

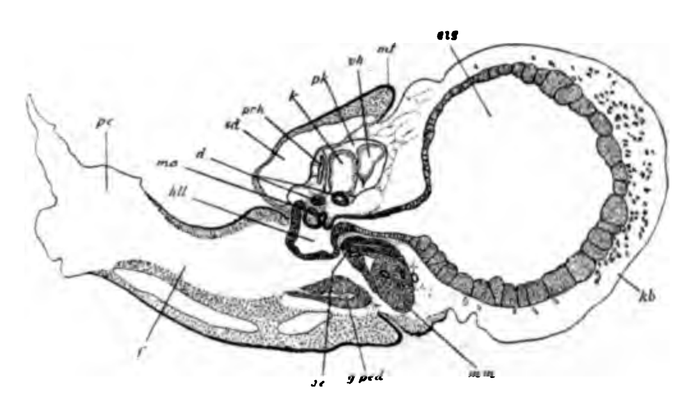


Fig. 378. **Sagittalschnitt durch ein vorgerückteres Entwickelungsstadium von Limax maximus,** nach MEISENHEIMER, 1898. Diese Figur wie die folgende, Fig. 379, demonstriren die Verlagerung eines grossen Theiles der Eingeweide in den Fuss hinein. Diese Verlagerung hat hier eben begonnen (siehe den hinteren linken Leberlappen *hll*). *kb* Kopfblase, *mm* Mundmasse, *g.ped.* Ganglion pedale, *oe* Oesophagus, *f* Fuss, *pc* Podocyste, *hll* hinterer linker Leberlappen, *ma* Magen, *d* Darm, *sd* Schalendrüse, *prh* primärer Harnleiter, *k* Herzkammer, *pk* Pericard, *vh* Vorhof, *mt* Mantel, *eis* Eiweisssack.

Die embryonale Schale erhält sich bei den Gastropoden entweder zeitlebens, oder sie wird frühzeitig abgeworfen und durch die Anlage der definitiven ersetzt. Bisweilen gelangt sogar eine zweite vergängliche Schale zur Entwickelung.

Es muss nochmals betont werden, dass auch die Nacktschnecken, zu welcher natürlichen Gastropodenabtheilung sie auch gehören mögen, ein typisches Veligerstadium durchlaufen, dass sie auf den älteren Veliger-

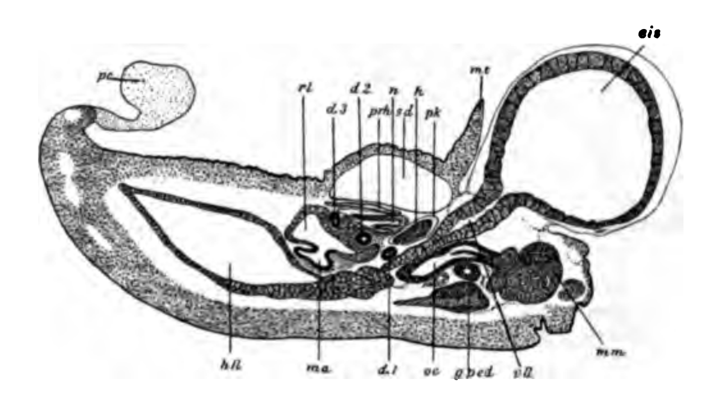


Fig. 379. **Sagittalschnitt wie in Fig. 378, älteres Stadium,** nach MEISENHEIMER, 1898. Der grösste Theil der Eingeweide ist mit dem Verstreichen des Eingeweidesackes in den Fuss hineingerückt. Bezeichnungen wie in Fig. 378, ausserdem: *vll* vorderer linker Leberlappen, *rl* rechter Leberlappen, $d_1$, $d_2$, $d_3$ Darmäste, *n* Niere, *h* Herzschlauch.

stadien einen deutlich abgesetzten, aufgewundenen Eingeweidesack mit entsprechender Schale und meist auch am Hinterfuss ein Operculum besitzen.

Immerhin muss noch auf die kürzlich beschriebene Entwickelungsweise von Cenia Cocksi aus der Familie der Limapontiidae unter den Opisthobranchiern hingewiesen werden, die in der Hinsicht eine seltene Ausnahme bildet. Diese Form verlässt die Eihülle nicht als Veligerlarve, sondern in Gestalt des erwachsenen Thieres; aber auch während der vorhergehenden Entwickelungsperiode fehlen die typischen Charaktere einer Molluskenlarve, so Schalendrüse, Schale, Operculum, nur ein sehr reducirtes Velum lässt sich nachweisen.

Bei den Larven der gymnosomen Pteropoden entwickeln sich am Körper 3 postorale accessorische Wimperkränze.

Wir wollen schliesslich noch mit einigen Worten auf die larvalen Excretionsorgane, die Urnieren, zu sprechen kommen, die übrigens auch bei den Lamellibranchiern nachgewiesen sind; über ihre Verbreitung und ihren Bau bei den Gastropoden hat sich jedoch eine besonders lebhafte Discussion entsponnen. Wir verweisen auch auf das Litteraturverzeichniss und die dort enthaltenen diesbezüglichen Bemerkungen.

Am besten bekannt sind diese Organe gegenwärtig bei den Pulmonaten. Bei den Basommatophoren besteht die Urniere aus zwei unter einem spitzen Winkel gegeneinander geneigten Schenkeln, von denen der äussere seitlich am Körper ausmündet, der innere dagegen sich in der primären Leibeshöhle weit nach vorn erstreckt. Stets besteht das Organ aus 4 Zellen, von denen die drei äusseren von einem feinen Kanal durchbohrt werden, während die innerste die Urniere gegen die Leibeshöhle vollständig abschliesst; diese innerste Zelle trägt auch eine aus vielen, langen Cilien bestehende Wimperflamme, die in das Lumen des inneren Schenkels hineinragt, und auf der der Leibeshöhle zugekehrten Seite liegt in ihr eine grosse Vacuole. Es zeigt also diese Partie eine auffallende Aehnlichkeit mit den inneren Endabschnitten des Wassergefässsystems der Platoden (Fig. 380 und 381).

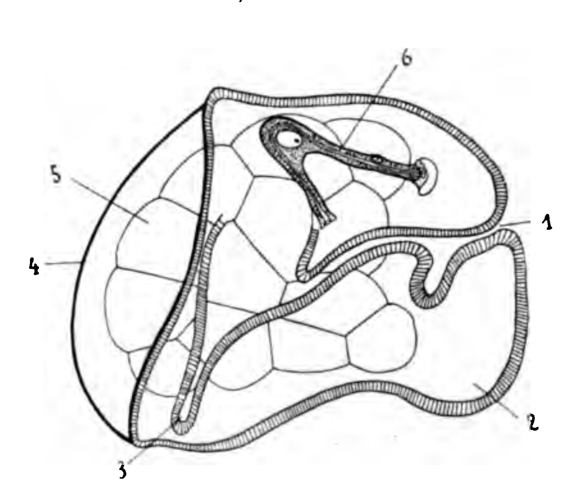



Fig. 380. **Embryo von Planorbis, von der rechten Seite, um die Lage der Urniere zu zeigen,** nach RABL, 1879, und MEISENHEIMER, 1899. *1* Mund, *2* Fuss, *3* Enddarm, *4* Schale, *5* Eiweisszellen, *6* Urniere.

Bei den Stylommatophoren stellt die Urniere ein längeres, gebogenes Rohr dar, dessen Wandung aus vielen Zellen besteht. Das Lumen ist intercellulär. Die Urniere wird gegen die Leibeshöhle durch eine Anzahl Wimperzellen abgeschlossen. Für Limax maximus ist nachgewiesen, dass die ganze Urniere ein rein ectodermales Gebilde ist; im Uebrigen

weichen die Angaben, besonders für die Basommatophoren, in dieser Hinsicht sehr von einander ab; die Urniere wird bald als rein mesodermales Gebilde angesprochen, bald soll an ihrem Aufbau das Ectoderm neben dem Mesoderm oder dann ersteres ganz allein betheiligt sein.

Urnieren von ähnlicher Gestalt und Lage wie bei den Pulmonaten sind bei mehreren Prosobranchiern, speciell Süsswasserformen (Paludina, Bithynia) nachgewiesen worden. Ausserdem kommen bei marinen Prosobranchiern sogen. äussere Urnieren vor, die aus einer oder mehreren Ectodermzellen bestehen und auf beiden Seiten des Embryos hinter dem Velum

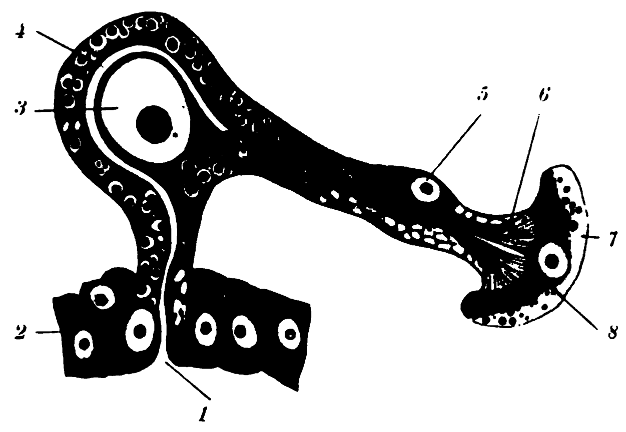



Fig. 381. **Urniere der Basommatophoren**, nach MEISENHEIMER, 1899. *1* Aeussere Oeffnung der Urniere, *2* Ectoderm, *3* Kern der grössten (Riesen-)Zelle von den vier die Urniere bildenden Zellen, *4* Urnierenkanal, *5* kleinere Excretionszelle, *6* Wimperflamme, *7* Endvacuole, *8* Wimperzelle.

liegen. Es erscheint zweifelhaft, ob sie den gewöhnlichen Urnieren entsprechen. Gegenstand lebhafter Discussion sind auch die Urnieren der Opisthobranchier, deshalb vor allem, weil dasjenige Gebilde, das jetzt wohl mit Sicherheit als Anlage der definitiven Niere angesehen werden kann, zeitweise als Urniere gedeutet wurde. (Das gleiche Gebilde war früher auch als „Analauge" beschrieben worden.) Als eigentliche Urnieren der Opisthobranchier werden vollkommen abgeschlossene Bläschen ohne innere und äussere Oeffnung betrachtet.

## C. Scaphopoda.

Ontogenie von Dentalium. Die Furchung führt zur Bildung einer Coeloblastula, und es entsteht durch Einstülpung eine Coelogastrula. Der Blastoporus liegt anfangs ganz hinten auf der Bauchseite und verschiebt sich, ganz ähnlich wie bei Chiton, nur allmählich auf der Bauchseite weiter nach vorn. Durch Einsenkung des Ectoderms entsteht das Stomodaeum, wobei aber der Blastoporus stets offen bleibt. Es bildet sich eine typische Molluskentrochophora aus, doch wurde die Urniere nicht beobachtet. Das Velum stellt einen dicken Ringwulst am Körper der gestreckt eiförmigen Larve dar. Dieser Ringwulst besteht aus 3 Ringen sehr grosser Ectodermzellen, von denen jeder einen Kranz langer Wimpern trägt. Die Schalendrüse breitet sich frühzeitig

aus, und ihr seitlicher Rand beginnt frühzeitig als Mantelfalte ventralwärts und nach hinten auszuwachsen. Die freien Ränder der beiden Mantelfalten verschmelzen später unter dem Körper. Der After bildet sich erst sehr spät. Besonders genau untersucht wurde die Entwickelung des Cerebral- und des Pedalganglions, sowie der Gehörorgane. Ventralwärts auf dem Scheitelfelde, vor dem Velum und hinter dem Wimperschopf bilden sich zwei symmetrische Einstülpungen des Ectoderms, die Scheitelsäcke oder Scheitelröhren. Diese Scheitelsäcke schnüren sich später vom Ectoderm ab, verlieren allmählich ihr immer enger werdendes Lumen, während ihre Wandung sich durch Zellwucherung verdickt und mehrschichtig wird. Die so entstehenden 2 Zellmassen verbinden sich in der Mittellinie vor und über dem Schlunde zum jungen Cerebralganglion. Die Otocysten entstehen jederseits an der Basis der Fussanlage als ein ectodermales Epithelgrübchen, das sich sofort in Form eines Epithelbläschens vom Ectoderm loslöst. Dicht unter den Gehörbläschen wuchern jederseits Ectodermzellen in die Tiefe und bilden jederseits eine ectodermale Zellenmasse, die sich vom Ectoderm loslöst und, in das Fussmesoderm einsinkend, mit der gegenüberliegenden Zellmasse zum jungen Fussganglion verschmilzt.

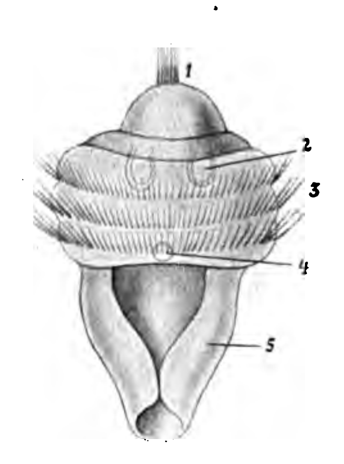



Fig. 382. **37 Stunden alte Larve von Dentalium,** von hinten und unten, nach KOWALEVSKY, 1883. *1* Scheitelschopf, *2* Anlagen der Gehirnganglien (Scheitelröhren), *3* Velum, aus drei Ringsreihen von Wimpern bestehend, *4* Mund (unter dem Velarwulst verborgen), *5* Mantelfalte.

## D. Lamellibranchia.

1) Entwickelung von Teredo (Fig. 383 und 384). Die Furchung ist eine totale inäquale. Die älteren Angaben über die ersten Entwickelungsvorgänge (Furchung, Gastrulation, Keimblätterbildung) erscheinen nach dem, was in neuerer Zeit über die Entwickelung anderer Lamellibranchier (Unionidae, Dreissensia) bekannt geworden, einer genauen Revision bedürftig. Nach diesen früheren Untersuchungen verläuft die Entwickelung von Teredo folgendermaassen:

Die Gastrulabildung geschieht durch Epibolie. Die Gastrula (Fig. 383 A, B) besteht aus zwei grossen Entodermzellen (Macromeren), einer diesen dicht aufsitzenden Haube von Ectodermzellen (Micromeren) und aus zwei symmetrischen, mittelgrossen Urmesodermzellen am hinteren Rande des Blastoporus. Der Blastoporus verschliesst sich — indem die Ectodermzellen unter fortgesetzten Theilungen die Entodermzellen vollständig umwachsen — in der Richtung von hinten nach vorn, wobei die beiden Urmesodermzellen vom Ectoderm überwachsen werden und zwischen dieses und das Entoderm zu liegen kommen (Fig. 383 C). Etwas vor der Mitte der Bauchseite entsteht durch Ectodermeinstülpung ein Blindsack, das Stomodaeum (D). Das Ectoderm hebt sich von dem zweizelligen Mesoderm ab, so dass zwischen beiden nachträglich eine Furchungshöhle, oder die primäre Leibeshöhle, auftritt. Es bildet sich

ein doppelreihiger, präoraler Wimperkranz (D, E). Von den zwei grossen Entodermzellen schnüren sich durch Theilung kleinere ab. An der ganzen Oberfläche des Keimlings treten Wimpern auf, mit alleiniger Ausnahme der hinteren Rückenfläche, wo sich die cylindrisch werdenden Ectodermzellen grubenförmig zur Bildung der Schalendrüse (F) einsenken. Diese sondert als erste Anlage der Schale ein einheitliches, cuticulares Häutchen ab. Die Entodermzellen beginnen sich zu einer Darmwand zu gruppiren. Nach Anlage des ersten Schalenhäutchens verstreicht die Schalendrüse wieder, sie breitet sich aus. Es lässt sich nur noch ihr Rand als Wulst unter dem Schalenrande erkennen. Jetzt bildet das Entoderm einen hohlkugelförmigen Mitteldarm, in welchen der Oesophagus durchbricht. Von den beiden Urmesodermzellen haben sich jederseits zwei bis drei kleinere Zellen abgetheilt. Die dünne, cuticulare Schale wird durch Auftreten einer mediodorsalen Grenzlinie zweiklappig.

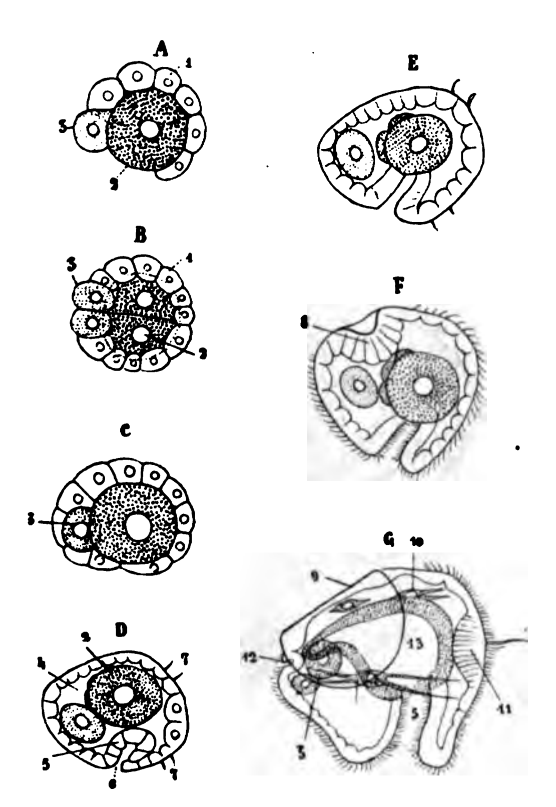



Fig. 383. *A—G* **Entwickelungstadien von Teredo,** nach HATSCHEK, 1880. *A, C, D, E, F, G* Von der rechten Seite. *B* Im optischen Horizontalschnitt. *1* Ectoderm, *2* Macromeren = Entodermzellen, *3* Urmesodermzellen, *4* Furchungshöhle, *5* Stomodaeum (Schlund), *6* Mund, *7* präoraler Wimperkranz, *8* Schalendrüse, *9* Schale, *10* larvale Muskelzellen, *11* Scheitelplatte mit Scheitelschopf, *12* Analeinstülpung, After, *13* entodermaler Mitteldarm.

Ein weiteres Stadium ist zunächst durch das Auftreten einer hinteren, kleinen Ectodermeinstülpung ausgezeichnet, welche als Proctodaeum den Enddarm und After liefert. Im Scheitelfeld ist eine Ectodermverdickung, die Scheitelplatte, entstanden, welche 3 Geisseln trägt. Einzelne Mesodermzellen werden zu Muskelzellen (Fig. 383 G).

Das nächste Stadium kann man als dasjenige der Trochophoralarve bezeichnen. Die Larve unterscheidet sich von einer typischen Annelidentrochophora nur durch den Besitz der Schale, welche jetzt schon den grössten Theil des Körpers bedeckt, und durch den Mantel, welcher sich jederseits, zuerst hinten, als Falte gebildet hat und dessen Bildung und Wachsthum von hinten nach vorn fortschreitet. Die hinter dem Scheitelfelde gelegene Region des Körpers hat sich jederseits zu einer breiten Falte ausgedehnt, welche sich nach aussen über die Schale gelegt

hat. Die Scheitelplatte ist mehrschichtig geworden, das Proctodaeum gegen den Mitteldarm durchgebrochen. Die Urmesodermzellen haben jederseits einen kurzen Mesodermstreifen erzeugt. Am Vorderende eines jeden Mesodermstreifens hat sich ein länglicher Körper mit kanalartigem, später wimperndem Lumen gebildet, welcher sich nach aussen öffnet, die Urniere. Am Mitteldarm zeigt sich die Anlage der Verdauungsdrüse als paarige, halbkugelförmige Ausstülpung. Die allgemeine Bewimperung des Körpers ist verschwunden. Es erhalten sich noch Wimpern auf der Scheitelplatte und in der Analgegend. Der doppelte, präorale Wimperkranz tritt jetzt sehr deutlich hervor, und es hat sich zu ihm noch ein postoraler Wimperkranz hinzugesellt. Die Region zwischen dem präoralen und dem postoralen Kranze langer Wimpern trägt ebenfalls Cilien und bildet eine adorale Wimperzone.

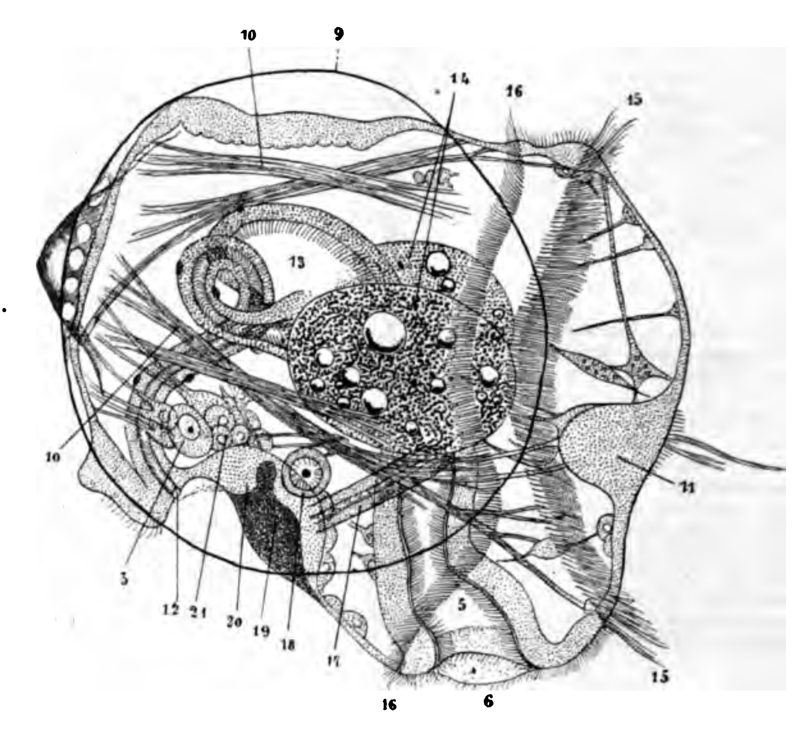



Fig. 384. **Aeltere Larve von Teredo,** von der rechten Seite, nach HATSCHEK. 1880. Bezeichnungen wie in Fig. 383; ausserdem: *14* Anlagen der Verdauungsdrüse (Leber), *15* präoraler Wimperkranz (Velum), *16* postoraler Wimperkranz, *17* Urniere, *18* Gehörbläschen, *19* Anlage des Pedalganglions, *20* Kiemenanlage, *21* Mesodermstreifen.

Ein weiteres Entwickelungsstadium ist in Fig. 384 abgebildet. Wir erkennen die Anlage des Pedalganglions als Ectodermverdickung auf der Bauchseite und die Anlage der Kieme in Form einer verdickten Epithelleiste. Der Magen hat nach hinten einen Blindsack gebildet, und der enge Mitteldarmabschnitt hat sich in eine Schlinge gelegt. Durch Einstülpung des Ectoderms und nachherige Loslösung sind zwischen Mund und After die 2 Otolithen führenden Gehörbläschen entstanden. Das Mesoderm besteht aus verästelten Muskelzellen, verästelten Binde-

gewebszellen, den Urnieren und den noch undifferenzirten Zellen der Mesodermstreifen.

Von weiteren Entwickelungsvorgängen wurden folgende beobachtet. Die ventrale Ectodermverdickung, welche die Anlage des Pedalganglions darstellt, rundet sich ab und löst sich vom Ectoderm los, indem sie zugleich von den sich lebhaft vermehrenden Zellen der Mesodermstreifen, die sich vor ihr zu einer medianen Zellmasse vereinen, umwachsen wird. In der vorderen Bauchregion wächst das Ectoderm hervor, um mitsammt der die Hervorwölbung bewirkenden, wuchernden und sich vergrössernden medianen Masse von Mesodermzellen die Anlage des Fusses zu bilden. In der vorwachsenden Kiemenfalte brechen Kiemenspalten durch, zuerst eine einzige, dann vor dieser eine neue.

Ueber die weitere Metamorphose der Larve (von Teredo [Xylotrya] fimbriata) existiren nur einige kurze Angaben. Wir heben daraus Folgendes hervor: Wenn die freischwimmende Larve, die in älteren Stadien einen wohlentwickelten Byssusapparat besitzt, in Berührung mit Holz kommt, heftet sie sich mit einem Byssusfaden fest. Dann beginnt die Umwandlung in das fertige Thier. Der Byssusapparat bildet sich nach 1—2 Tagen zurück und bleibt schliesslich als rudimentäres, geschlossenes Bläschen im Innern des Fusses erhalten. Die Larve bohrt sich in das Holz ein mit Hülfe der Schale, an deren Vorderrande Zähne auftreten, sowie mit Unterstützung des Fusses. Besonderes Interesse beansprucht die Beobachtung, dass gleich nach dem Festheften das Velum abgestossen wird und dabei, indem sich die Unterlippe stark vorzieht, in den Darmkanal gelangt, wo es der Verdauung anheimfällt, sowie vor allem die Angabe, dass auf diesem Stadium die Cerebral- und Pleuralganglien deutlich voneinander abgegrenzt erscheinen und durch eine kurze Commissur verbunden sind.

Die Entwickelung der übrigen Meeresmuscheln verläuft ganz ähnlich wie die von Teredo, und es gelangt eine ganz übereinstimmende Larve zur Ausbildung. Alle Meeresmuscheln zeichnen sich speciell dadurch aus (Teredo, Ostrea, Modiolaria, Cardium, Montacuta etc.), dass der Wimperkranz sehr stark entwickelt ist, und dass er sogar meist von einer kragenförmigen Verbreiterung der Haut, dem Velum, getragen wird, welches in zwei seitliche Lappen getheilt ist. Das Velum kann aus der Schale vorgestreckt und in sie zurückgezogen werden und stellt, dank dem Kranz kräftiger Wimpern, den es trägt, das Bewegungsorgan dieser freischwimmenden Muschellarven dar.

Unter den Süsswassermuscheln giebt es nur eine Form, Dreissensia polymorpha, deren Larven freischwimmend sind und ein gut entwickeltes Velum tragen (Fig. 385). Diese Form ist erst in (geologisch gesprochen) jüngster Zeit aus einer Meeresmuschel zu einer Süsswassermuschel geworden.

Die ersten Entwickelungsvorgänge bei Dreissensia wurden in allerjüngster Zeit genau untersucht und das Schicksal der einzelnen Furchungszellen bis zu einem gewissen Punkte der Entwickelung festgestellt. Die Resultate dieser Beobachtungen zeigen eine grosse Uebereinstimmung mit dem, was hierüber bei Unioniden in gleichfalls sehr eingehender Untersuchung constatirt werden konnte (siehe weiter unten); sie weichen dagegen wesentlich ab von den älteren Angaben, die über die erste Entwickelung der marinen Muscheln vorliegen. Da nun andererseits die Larven von Dreissensia mit denen dieser marinen Formen übereinstimmen,

scheint die Vermuthung sehr berechtigt, dass sich durch neue, mit Hülfe moderner Untersuchungsmethoden durchgeführte Beobachtungen auch die Entwickelung der Meeresmuscheln auf den gleichen Modus wie bei Dreissensia zurückführen lasse. Sowohl bei Dreissensia wie bei Unio liefern alle vier ersten Furchungskugeln Ectoderm und Entoderm, während früher allgemein für die Lamellibranchier angegeben wurde, dass auf dem Viererstadium nur eine Zelle das Entoderm enthalte. Von diesen 4 Zellen ist eine, die ihrer Lage nach als hintere bezeichnet werden muss, bedeutend grösser als die anderen; sie liefert später neben ihren Antheilen an Ectoderm und Entoderm im Wesentlichen das Mesoderm. Die Urmesodermzellen werden bald ins Innere verlagert. Es scheint aber, dass ein Theil der mesodermalen Bildungen einer andern Quelle entstammt, vermuthlich vom Ectoderm geliefert wird. Gegen Ende der Furchung senken sich die am vegetativen Pole liegenden, von den vier ersten Furchungskugeln abstammenden Entodermzellen zur Bildung des Urdarmes ein: Gastrulastadium. Gleichzeitig stülpt sich auch derjenige Complex der Ectodermzellen gegen die Furchungshöhle ein, der die

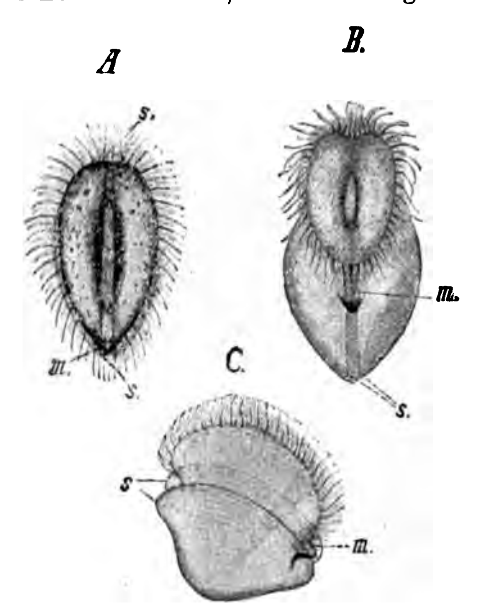



Fig. 385. ***A—C* Larven von Dreissensia polymorpha in verschiedenen Stellungen.** *A* Von oben auf das Velum, *B* schräg von oben und von vorn, *C* (ältere Larve) von der Seite gesehen, nach KORSCHELT, aus KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgesch. *m* Gegend des Mundes, *s* Schale. Das Velum erscheint (besonders in *A*) stark pigmentirt. In *C* sieht man die Retractoren vom Velum aus nach hinten verlaufen.

Schalendrüse liefert (Fig. 386 A). Die weitern Vorgänge, soweit sie bekannt sind, stimmen wesentlich mit denen überein, die wir bei Teredo geschildert haben, wenn auch die Reihenfolge des Auftretens eine etwas andere sein mag: Wiederverstreichen der Schalendrüse, Bildung eines Schalenhäutchens, Verschluss des Blastoporus von hinten nach vorn, Bildung eines ectodermalen Stomodaeums und Proctodaeums, Auftreten der Wimperkränze (Fig. 386 B und C).

Bei den übrigen Süsswassermuscheln finden sich besondere Verhältnisse. So entwickeln sich die Eier von Pisidium und Cyclas in besonderen Brutkapseln in den Kiemen des Mutterthieres und verlassen dasselbe erst als junge Muscheln. Das Trochophorastadium wird zwar noch durchlaufen, aber das Velum bleibt, als locomotorisch functionslos, rudimentär.

2) Ontogenie von Cyclas cornea (Fig. 387—390). Wir wollen nur die Punkte hervorheben, in denen die Ontogenie von Cyclas von derjenigen von Teredo abweicht, und solche Beobachtungen citiren, welche

die an Teredo angestellten ergänzen. Die Furchung ist genau untersucht. Der Furchungsmodus weicht von dem für Dreissensia und Unio angegebenen ab. Die erste Theilung führt zur Bildung eines Macromers und eines Micromers. Das Macromer giebt dann successive eine Reihe weiterer Micromeren ab, die sich selbst wieder theilen und als Kappe von Ectodermzellen dem Macromer aufsitzen. Letzteres liefert schliesslich Entoderm und Mesoderm. So ist also hier thatsächlich nur in einer Zelle des Zwei- resp. Vierzellenstadiums das Entoderm enthalten. Auf

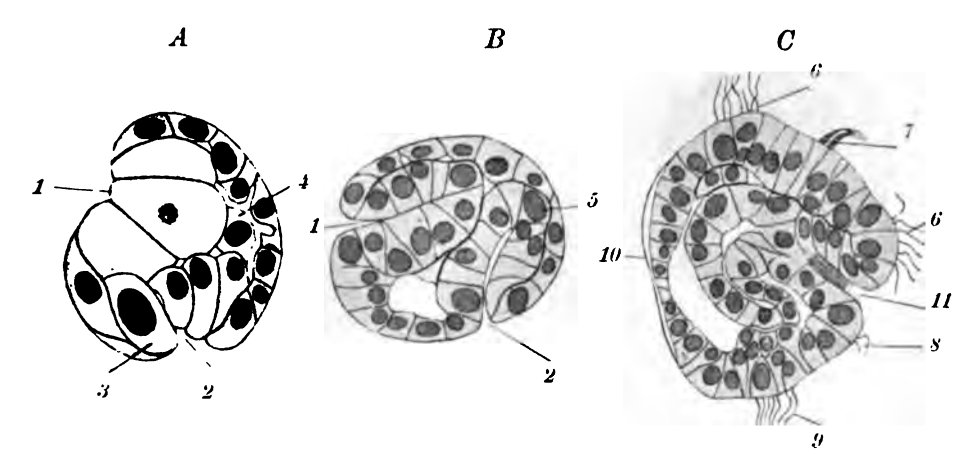



Fig. 386. **Drei Entwickelungsstadien von Dreissensia polymorpha,** Sagittalschnitte, nach MEISENHEIMER, 1899. *A* Junge Gastrula, *B* ältere Gastrula, *C* junge Trochophora. *1* Schalendrüse, *2* Blastoporus, *3* Urmesodermzelle, *4* larvales (aus dem Ectoderm stammendes) Mesoderm, *5* Leberzelle, *6* Velum, *7* Scheitelplatte, *8* postorales Wimperbüschel, *9* postanales Wimperbüschel, *10* Schale, *11* Mund.

dem 13-Zellenstadium tritt eine zunächst kleine, später sich vergrössernde Furchungshöhle auf. Das Macromer theilt sich, und jedes dieser beiden Macromeren schnürt gegen das Innere der Furchungshöhle je eine Zelle, Urmesodermzelle, ab. Die Blastula besteht also auf diesem Stadium aus einer Haube kleinerer Ectodermzellen und einem Boden von 2 grossen Urentodermzellen, über denen in der Furchungshöhle symmetrisch 2 Urmesodermzellen sich lagern (Fig. 387 A und B). Die beiden Urentodermzellen liefern durch Theilung eine Scheibe von Entodermzellen, die sich jetzt einsenkt; so entsteht eine Gastrula durch Invagination (Fig. 387 C). Die Mesodermzellen werden nach hinten gedrängt. Der schlitzförmige Blastoporus, welcher anfangs von der Gegend des späteren Mundes bis zur Gegend des späteren Afters reicht, schliesst sich vollständig. Der Oesophagus entsteht durch Ectodermeinstülpung. Es bildet sich eine Molluskentrochophora mit Schalendrüse, Fussanlage, Stomodaeum, Magen, Mitteldarm, After, Urniere und Scheitelplatte. Das Velum ist auf ein zu Seiten des Mundes liegendes Wimperfeld (Fig. 388 A) reducirt, was damit in Zusammenhang steht, dass die Trochophora von Cyclas nicht freischwimmend ist; denn die Eier von Cyclas machen ihre ganze Entwickelung in den Kiemen der Mutterthiere durch. Oberhalb der Scheitelplatte sind die Ectodermzellen gross und flach; sie bilden eine hervorgewölbte Kopfblase. Das Mesoderm besteht: 1) aus zerstreuten Zellen, die unter dem Ectoderm der Kopfhöhle, im Fuss,

am Darm und namentlich am Oesophagus liegen, wo sie schon zu Muskelzellen umgebildet sind, und 2) aus 2 Mesodermstreifen, welche zu Seiten des Darmes liegen. Die Pedalganglien entstehen zusammen mit der paarigen Anlage der Byssusdrüse aus Verdickungen des Ectoderms am Hinterende des Fusses. Die Gehörbläschen entstehen

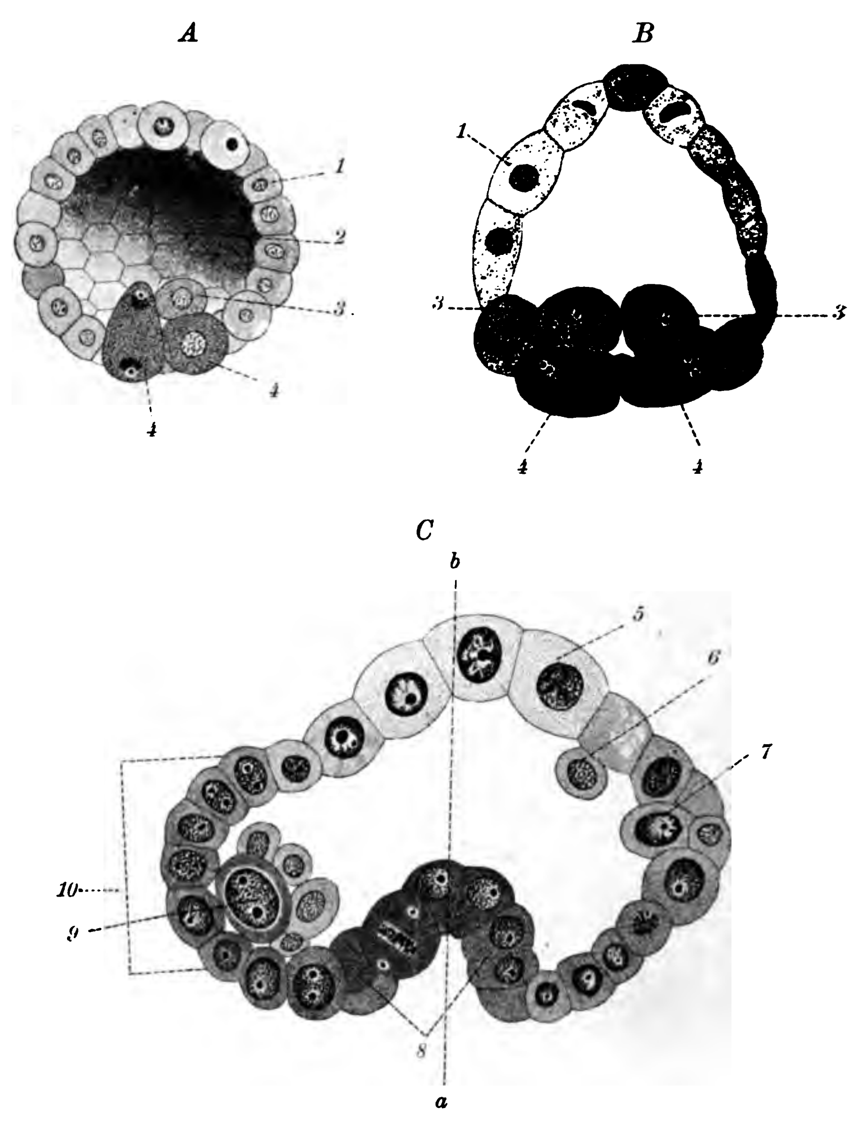



Fig. 387. **Drei Entwickelungsstadien von Cyclas cornea**, nach STAUFFACHER, 1893. *A* Stadium der Mesodermbildung, Längsschnitt senkrecht zur Medianebene, Wand der Furchungshöhle reconstruirt, *B* weiter vorgerücktes Blastulastadium, Schnitt senkrecht zur Medianebene in der Richtung von vorn-oben nach hinten-unten, *C* Gastrulastadium, Medianschnitt. *1* Ectoderm, *2* Furchungshöhle, *3* Urmesodermzellen, *4* Macromeren, in *B* Urentodermzellen, *5* Kopfblase, *6* Mesenchymzelle, *7* Zelle, die sich aus dem Verband der Ectodermzellen zu lösen scheint, um in die Furchungshöhle hinein zu gelangen, *8* Entoderm, *9* Mesoderm, *10* Zellen, die nachher zur Bildung der Schalendrüse sich einsenken.

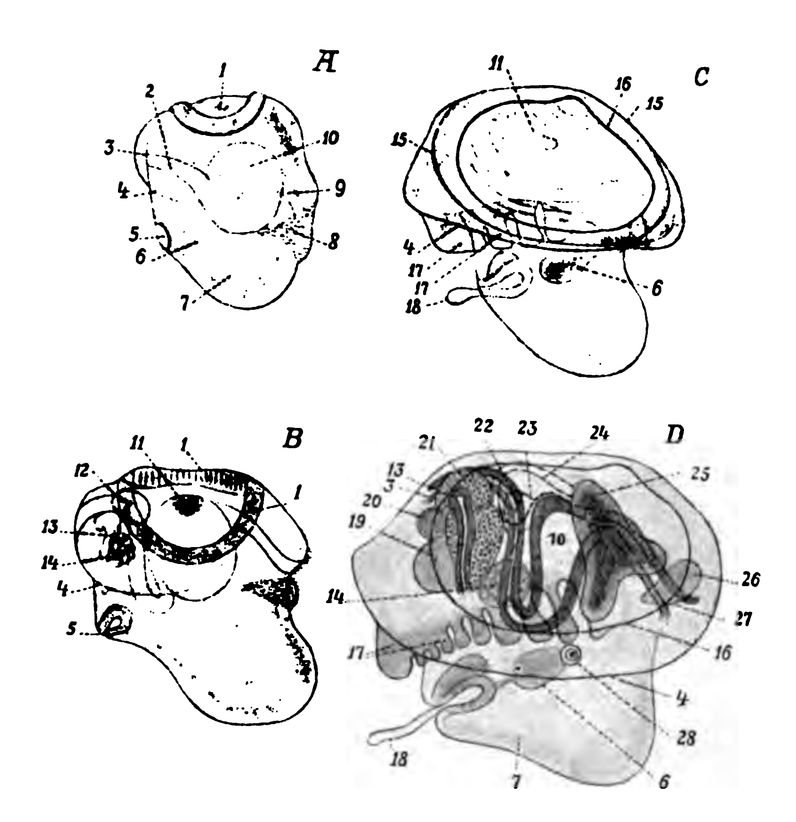



Fig. 388. *A — C* **Vier Entwickelungsstadien von Cyclas cornea,** von der rechten Seite, nach ZIEGLER, 1885. *1* Schalenhäutchen, *2* Enddarm, *3* After, *4* freier Rand des Mantelwulstes oder der Mantelfalte, *5* Byssushöhle mit anliegender Byssusdrüse, *6* Anlage des Pedalganglions, *7* Fuss, *8* Velarfeld, *9* Oesophagus, *10* Magen, *11* Kalkschale, *12* Pericard, *13* Niere, *14* Anlage der Gonade, *15* Rand des Schalenhäutchens, *16* Rand der Kalkschale, *17* Kiemenanlage, *18* Byssusfaden, *19* Visceralganglion, *20* hinterer Schliessmuskel, *21* drüsiger Abschnitt der Niere, *22* Pericard, *23* laterale Wand des Pericardialbläschens, *24* mediane Wand des Pericardialbläschens, *25* Verdauungsdrüse (Leber), *26* Cerebralganglion, *27* Mund, *28* Gehörbläschen.

durch Einstülpung des Ectoderms. Der Mantel legt sich von hinten nach vorn fortschreitend als ein Wulst an, der immer weiter ventralwärts herunterwächst. Zugleich breitet sich die sich abflachende, an ihrem Rande das zarte Schalenhäutchen absondernde Schalendrüse aus. Unter dem Schalenhäutchen tritt jederseits, von einem kleinen, runden Bezirk seitlich von der dorsalen Medianlinie ausgehend, die Anlage der definitiven Schalenklappe auf (B). Die Verdauungsdrüse (Leber) legt sich als 2 seitliche, kugelige Ausstülpungen der Magenwand an. Die Gonaden entstehen aus grösseren und auch sonst differenten Zellen der Mesodermstreifen, welche sich sehr frühzeitig unterscheiden lassen. Im vorderen und dorsalen Theile eines jeden Mesodermstreifens umgrenzt eine Gruppe von Mesodermzellen einen anfangs kleinen Hohlraum, welcher immer grösser wird. Die so gebildeten 2 Bläschen, deren Hohlraum die secundäre Leibeshöhle darstellt, liefern das Pericard. Hinter ihnen gruppiren sich Mesodermzellen so, dass jederseits ein Strang, und

aus diesem durch Auftreten eines Lumens ein Kanal, die Anlage des Nephridiums, entsteht, welches sich sofort mit dem Pericardialbläschen in offene Verbindung setzt und, ectodermwärts weiter wachsend, sich bald auch nach aussen öffnet. Die beiden Pericardialbläschen verlängern sich nach hinten und oben. Ein jedes zerfällt durch eine Einschnürung in 2 hintereinander liegende Bläschen, die aber dorsalwärts miteinander communiciren (Fig. 389 A). Die beiden pericardialen Doppelbläschen wachsen einander über dem Enddarm entgegen, um schliesslich in der dorsalen Medianebene zu verschmelzen (B). In ähnlicher Weise verschmelzen sie unter dem Enddarm. Die innere Wand der Pericardialbläschen wird zur Wandung der Herzkammer (C), die laterale zur Wand des Vorhofes. An der Stelle der Einschnürung des jederseitigen Pericardialbläschens bildet sich die Communicationsspalte zwischen Vorhof und Herzkammer und die Atrioventricularklappe.

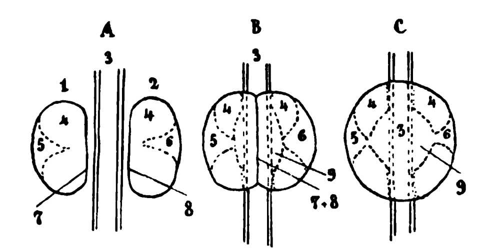



Fig. 389. *A—C* **Schematische Darstellung der Entwickelung des Pericards und Herzens von Cyclas cornea**, nach der Darstellung von ZIEGLER, 1885. *1* und *2* Die beiden seitlichen Pericardialbläschen, *3* Enddarm, *4* Pericardialhöhle, *5* und *6* Einstülpungen der lateralen Pericardwand = Anlagen der beiden seitlichen Vorhöfe, *7* und *8* mediale Wände der beiden seitlichen Pericardialbläschen, bei *B* theilweise zu einem medianen Septum verschmolzen (über und unter dem Darm), welches in *C* verschwunden ist, *9* Anlage der Herzkammer.

Das Visceralganglion entsteht am hinteren Ende der Mantelrinne aus einer Ectodermverdickung. Die Pleurovisceralconnective bilden sich wahrscheinlich in ihrer ganzen Länge durch Abschnürung vom Ectoderm. Die Kieme entsteht jederseits als eine Falte am dorsalen Rand der inneren Mantelfläche. Ihre Bildung schreitet von hinten nach vorn fort. Von vorn nach hinten treten an der Kiemenfalte von unten nach oben ziehende Rinnen auf, und zwar sowohl an der Innen- wie an der Aussenfläche und so, dass sie einander gegenüberliegen. Die inneren und äusseren Rinnen stossen zusammen, verschmelzen, und an ihrer Verschmelzungsstelle enstehen durch Durchbruch Spalten.

Wir haben oben schon bemerkt, dass während der Entwickelung von Cyclas auch eine Urniere auftritt, wie eine solche auch bei der Trochophoralarve von Teredo beobachtet wurde. Bei Cyclas ist dieses Organ, das nur auf einer, der linken Seite der Larve, constatirt werden konnte, von sehr complicirtem Bau. Um uns eine eingehende Beschreibung zu ersparen, verweisen wir auf die Abbildung (Fig. 390). Die Urniere öffnet sich in die primäre Leibeshöhle mit einer wimpernden, trichterförmigen Zelle (*III*): daran schliesst sich eine aus 2 Zellen bestehende, in sehr complicirter Weise differenzirte, mittlere Partie (*II* und *I*) an, und diese mündet in einen ausführenden Kanal, der mit einer blasenförmigen Erweiterung beginnt (5 und 6). Durch einen feinen Porus steht das Organ in der Gegend der Kopfblase über dem Cerebralganglion mit der Aussenwelt in Communication. Der ausführende Kanal mit der Blase ist ectodermalen, die übrigen Theile sind mesodermalen Ursprungs. Die Hohlräume der Urniere liegen alle intracellulär.

3) Die Entwickelung der Unioniden (Anodonta, Unio) wird stark beeinflusst durch die parasitische Lebensweise ihrer Larven.

Die befruchteten Eier gelangen in das äussere Kiemenblatt der Kiemen der Weibchen, wo sie ihre erste Entwickelung durchmachen. Die Furchung verläuft ganz nach dem bei Dreissensia kurz angedeuteten Modus. Die erste Theilung ist inäqual und grenzt eine grosse Zelle von einer kleinen ab. Das Vierzellenstadium, durch Theilung dieser beiden Blastomeren erreicht, wird durch 3 kleinere und eine grosse Zelle repräsentirt, welche letztere als hintere zu bezeichnen ist. Alle 4 liefern sowohl Ectoderm wie Entoderm; nachdem sie ihren Antheil zur Ectodermbildung abgegeben haben, theilt sich das hintere Macromer und scheidet die Urmesodermzelle ab. Der übrig bleibende Rest der 4 ersten Furchungszellen liefert Entoderm. Die aus der Theilung der Urmesodermzelle hervorgehenden Bildungszellen des Mesoderms treten in die Furchungshöhle ein, wo sie später hinter den sich einstülpenden Urdarm zu liegen

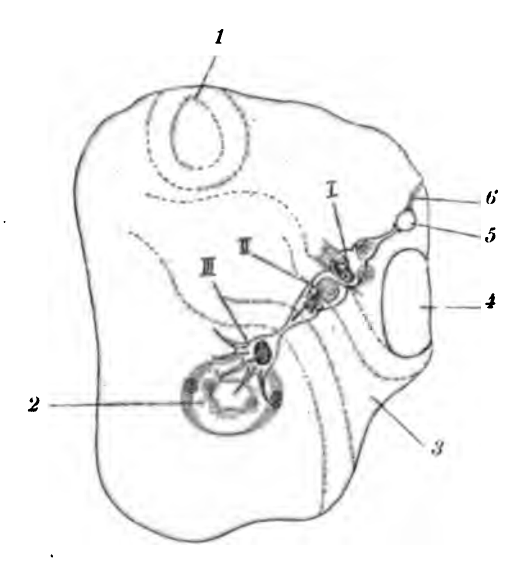



Fig. 390. **Urniere von Cyclas cornea,** nach STAUFFACHER, 1897. Combination von Schnitten durch Larven auf dem Trochophorastadium. *1* Schalendrüse, *2* Zellhöcker, welcher die Urniere (Zelle *III*) an der linken Leibeswand befestigt, *3* Mund, *4* Cerebralganglion, *5* Blase im ausmündenden Theil der Urniere, *6* ausmündender Kanal der Urniere. *I—III* Zellen, welche die innere und mittlere Partie der Urniere bilden; *III* Zelle des innersten Abschnittes, Strudelapparat; *II* innere Zelle des mittleren Abschnittes, sie zeigt gegen die Zelle *III* zu einen kegelförmigen Fortsatz, in den eine vom Kern der Zelle *II* ausgehende Geissel eintritt; *I* äussere Zelle des mittleren Abschnittes mit kegelförmigem Fortsatz gegen den ausmündenden Theil der Urniere hin; in diesem Fortsatze sitzen auf einem Wulste der Wand eine Anzahl Wimperhaare. Der mittlere Abschnitt wird durch 2 Zellen an der Leibeswand festgehalten.

kommen und alsdann 2 Mesodermstreifen aus sich hervorgehen lassen. Doch auch hier stammt ein Theil der (larvalen) mesodermalen Bildungen von anderer Seite her, wird von Abkömmlingen bestimmter Ectodermzellen geliefert. Die Entodermzellen theilen sich, bevor sie sich zur Bildung des Urdarmes einstülpen. Die Invagination ist ziemlich unbedeutend, geht aber vor sich, bevor die Schalendrüse sich einzusenken beginnt. Die Einstülpung der Schalendrüse erscheint im Vergleich mit der kleinen Urdarmanlage sehr mächtig.

Wir übergehen nun die sich anschliessenden Entwickelungsvorgänge und betrachten ein weiter vorgerücktes Stadium.

Die als Glochidium parasiticum bezeichneten Embryonen haben auf dem letzten Stadium der Entwickelung, welches sie, bevor sie geboren werden, in den Kiemen der Mutterthiere erreichen, folgenden Bau

(Fig. 391). Sie sind bilateral-symmetrisch, haben eine **zweiklappige Schale**. Jeder Schalenklappe sitzt an ihrem ventralen Rande ein dreieckiger **Schalenaufsatz** auf, der aussen mit kurzen **Stacheln** und **Dornen** besetzt ist. Zwischen den beiden nach innen stark concaven Schalenklappen liegt der Weichkörper, welcher die Schale von innen so auskleidet, dass seine ventrale Epithelschicht — fälschlicherweise — als Mantel bezeichnet werden konnte. Sie mag als **Scheinmantel** bezeichnet werden. Betrachten wir diesen Scheinmantel von unten bei aufgeklappter Schale, so sehen wir, dass er jederseits 4 mit langen Sinneshaaren ausgestattete **Sinneszellen** besitzt, von denen je 3 in der Nähe des Schalenaufsatzes und die vierte der Mittellinie genähert liegen. Zwischen den beiden inneren Sinneszellen, in der Mittellinie, ragt aus der Mündung einer **Klebfadendrüse** ein langer Klebfaden hervor. Hinter der Klebfadendrüse findet sich: 1) die **Mundbucht**; 2) eine kleine Hervorwölbung, der **Fusswulst**; 3) zu beiden Seiten die wimpernden **Seitengruben** und 4) zu hinterst der **Wimperschild**. Zwischen dem Mantel und der Schale zieht der embryonale **Schliessmuskel** quer von der einen zu der anderen Schalenklappe. Ausserdem finden sich nur noch vereinzelte Muskelfasern und die **Mitteldarmanlage** als ein Epithelbläschen, welches sich vollständig vom Ectoderm losgeschnürt hat und ohne irgendwelche Communication mit der Aussenwelt ist.

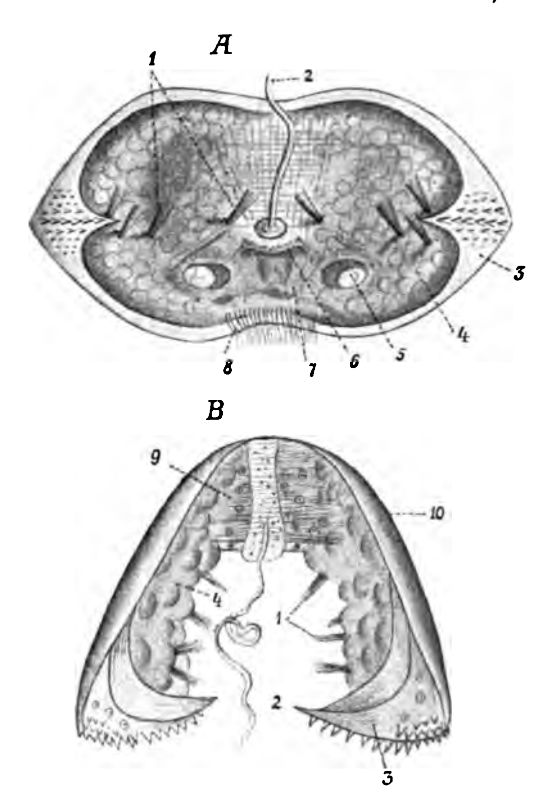



Fig. 391. **Glochidium-Larve von Anodonta, aus dem äusseren Kiemenblatt des Weibchens.** *A* Von unten bei geöffneten Schalenklappen, nach SCHIERHOLZ, 1888. *B* Im optischen Querschnitt, nach FLEMMING, 1875. *1* Sinnesborsten, *2* Klebfaden, *3* Schalenaufsatz, *4* Scheinmantel, *5* Seitengruben, *6* Mundbucht, *7* Fusswulst, *8* Wimperschild, *9* embryonaler Schliessmuskel, *10* Schale.

Die so beschaffenen Embryonen werden von den Muscheln aus den Kiemen nach aussen entleert, wobei sie, die bis jetzt in die Eischalen eingeschlossen waren, frei werden. Sie lassen ihre Klebfäden im Wasser flottiren. Streichen Fische an solchen abgelegten Embryonen vorbei, so haben letztere Gelegenheit, durch Zusammenklappen der Schale vermittelst der Schalenaufsätze sich an der Fischhaut anzuklammern und die Dornen der Schalenaufsätze in sie einzubohren. Die Embryonen von Anodonta

siedeln sich mit Vorliebe an den Flossen, diejenigen von Unio an den Kiemen der Fische an. Das Epithel der Fische beginnt an den inficirten Stellen zu wuchern und umwächst nach einigen Stunden den Parasiten vollständig. Eine Wucherung des embryonalen Scheinmantels jeder Schalenhälfte, der pilzförmige Körper, senkt sich in das Gewebe des Wirthes ein. Man hat diesen pilzförmigen Körper für das Ernährungsorgan der Larve angesehen; nach neueren Untersuchungen ist das nur zum Theil richtig, indem die ganze innere Fläche des Scheinmantels in der ersten Zeit des parasitischen Lebens sich an der (intracellulären) Ernährung betheiligt und das Auftreten des pilzförmigen Körpers bereits ein Rückbildungsstadium des larvalen Mantels kennzeichnet. Während des endoparasitischen Lebens, das mehrere Wochen dauert, vollzieht sich die Umwandlung des Embryos in die junge Muschel. Dabei werden Larvenorgane resorbirt und dienen so ebenfalls zur Ernährung: zuerst die Sinneszellen, dann die Klebfadendrüse mit dem Reste des Klebfadens, ferner der Schliessmuskel und ganz zuletzt der Scheinmantel. Die Anlagen des definitiven Mantels und der definitiven Schale treten auf. Die Mitteldarmblase setzt sich mit der Mundbucht in Verbindung; der Fusswulst wächst zum zungenförmigen Fuss aus, und es tritt an ihm durch Epitheleinstülpung die rudimentäre Byssusdrüse auf. Während des parasitischen Lebens treten ferner, in ähnlicher Weise wie bei anderen Muscheln, auf: die Anlagen der inneren Kiemenblätter, der Verdauungsdrüse, der Nephridien, des Herzens, der Cerebral-, Pedal- und Visceralganglien und der Gehörbläschen.

Im Laufe der letzten Woche des Parasitismus wird die durch Wucherung der Gewebe des Wirthes gebildete, den Parasiten umgebende Kapselwand dünner, und schliesslich wird der Parasit durch Bersten dieser Wand frei und fällt als junge Muschel auf den Grund des Wassers. Es fehlen ihr nur noch die Geschlechtsorgane, das äussere Blatt der Kiemen und die Mundlappen.

Die Glochidiumlarve ist charakteristisch für die Unioniden im engern Sinne; sie wurde auch in der Entwickelung einer marinen Form, Philobrya, einer Aviculide, aufgefunden. Die südamerikanischen Verwandten der Unioniden, die zu den Mutelididen gehören, unterscheiden sich von ihren paläarktischen Vettern einmal dadurch, dass die reifen Eier in das innere Kiemenblatt der Mutter gelangen, und ferner dass aus ihnen eine vom Glochidium sehr abweichend gebaute Larve, die Lasidiumlarve, hervorgeht. Für diese ist ein Parasitismus auf Fischen nicht nachgewiesen. Auch bei den südamerikanischen Unioniden s. str. geht die Entwickelung der Eier im inneren Kiemenblatt vor sich; ebenso scheint ihnen das parasitische Stadium im Fischkörper zu fehlen.

4) Die Entwickelung der Protobranchia. Ganz überraschend sind die Resultate der Untersuchungen, die jüngst über die Entwickelung einiger Protobranchier angestellt wurden. Die Ontogenie dieser ursprünglichsten aller Lamellibranchier weicht in vielen Punkten vollständig von dem ab, was für die übrigen Muscheln als allgemein gültig erkannt wurde, und zeigt dafür vielfach eine merkwürdige Uebereinstimmung mit Entwickelungsvorgängen, die für andere Molluskenabtheilungen, insbesondere die Solenogastres (Dondersia) charakteristisch sind.

Genauer untersucht ist die Ontogenie von Yoldia limatula. Die Entwickelung geht sehr rasch vor sich. Die ersten Stadien bedürfen

noch eingehenderer Untersuchung. Es bildet sich eine Gastrula durch Epibolie. Die an der Oberfläche liegenden Zellen zeigen bald eine Cilienbedeckung; dann streckt sich der Embryo in die Länge, und die äusseren Zellen, die wir zunächst als Ectodermzellen bezeichnen würden, ordnen sich zu 5 hintereinander liegenden Ringen; dabei treten die Cilien der 3 mittleren Zellringe zu je einem kranzförmigen Wimperband zusammen. Am Vorderende des Embryos tritt eine Scheitelplatte mit besonders langen Cilien auf; an dem entgegengesetzten Ende liegt der Blastoporus (Fig. 392). An der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Zellring macht sich eine Einsenkung ($x$) bemerkbar; die hier an die Oberfläche reichenden Zellen stellen die Anlage der Cerebralganglien vor und sind in der Tiefe mit den Zellen der Scheitelplatte im Zusammenhang. Aus dem äusseren Zellcomplex der Gastrula (dem Ectoderm) geht also hervor: 1) die Scheitelplatte, 2) die Anlage

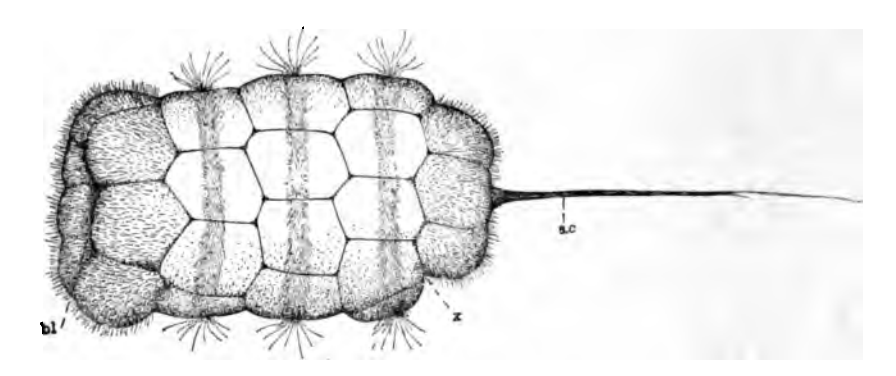



Fig. 392. **Larve von Yoldia limatula, 45 Stunden alt,** nach DREW, 1899. *ac* Cilien der Scheitelplatte, *bl* Blastoporus, *x* Einsenkung, wo die Zellen, welche in der Tiefe die Anlage des Cerebralganglions bilden, an die Oberfläche reichen.

der Cerebralganglien und 3) jene 5 Zellringe, die nun ein sehr merkwürdiges Schicksal haben: sie bilden eine Hülle um den sich im Innern entwickelnden Embryo und werden später abgeworfen. Diese Zellen der Hülle sind stark vacuolisirt. Unterdessen haben sich im Innern schon weitere Entwickelungsvorgänge abgespielt, deren genauere Kenntniss noch aussteht. Es hat sich innerhalb der Hülle ein neues Ectoderm gebildet, dessen Zellen möglicherweise einmal dem äusseren Zellencomplex der Gastrula angehörten und in die Tiefe gewandert sind. Mit der Mitteldarmanlage, deren Bildungsweise nicht näher bekannt ist, setzt sich bald ein Stomodaeum in Verbindung, das von dem offen bleibenden Blastoporus her sich eingestülpt hat (Fig. 393). Ein Theil der Ectodermzellen, der sich durch besondere Grösse auszeichnet, geht zur Bildung der Schalendrüse über. Die letztere bildet jedoch nur eine seichte Vertiefung, stülpt sich nie stärker ein.

Fig. 394 zeigt uns ein weiter vorgeschrittenes Stadium. Schon früher hatte sich die Anlage der Cerebralganglien in Form zweier Taschen gegen das Innere eingesenkt; am inneren Ende der Taschen bilden sich sodann die Ganglien selbst aus, und die beiden ursprünglichen Einstül-

pungen, stark in die Tiefe verlagert, treten jetzt durch einen unpaaren Kanal (*r*) mit der Aussenwelt in Verbindung. Die Schale ist bereits zweiklappig und umgiebt innerhalb der Hülle den Embryo. Unter der Schale hängt rechts und links eine Mantelfalte herunter. Der vordere Schliessmuskel, und bald nachher der hintere, treten auf. Der Mitteldarm, an dem sich die paarige Leberanlage zeigt, steht durch das

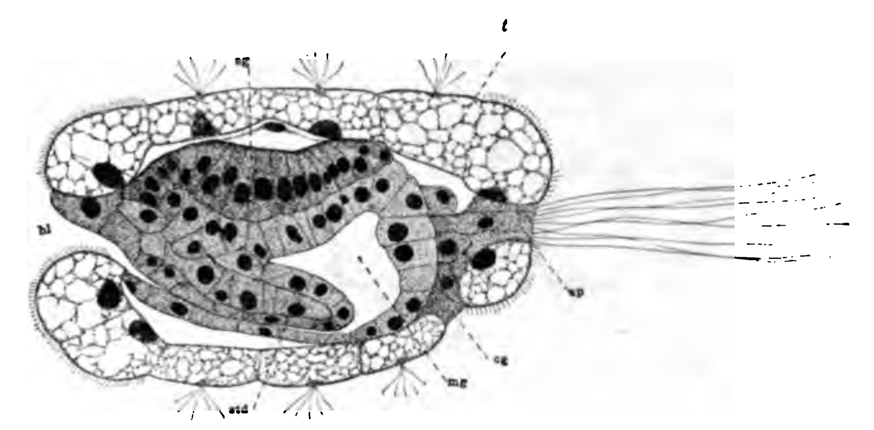


Fig. 393. **Medianer Sagittalschnitt durch ein 36 Stunden altes Entwickelungsstadium von Yoldia limatula**, nach DREW, 1899. *ap* Scheitelplatte, *cg* Anlage des Cerebralganglions, *mg* Mitteldarm, *std* Stomodaeum, *bl* Blastoporus, *sg* Schalendrüse, *t* Hülle.

lange Stomodaeum mit dem am Hinterende gelegenen Blastoporus in Verbindung. In Folge dessen zieht das Stomodaeum auf der Ventralseite des Embryos von vorn nach hinten. Der Mitteldarm selbst ist in der Richtung gegen den Blastoporus vorgewachsen und bricht gegen diesen durch. Die Bildung eines Proctodaeums wird nicht beschrieben.

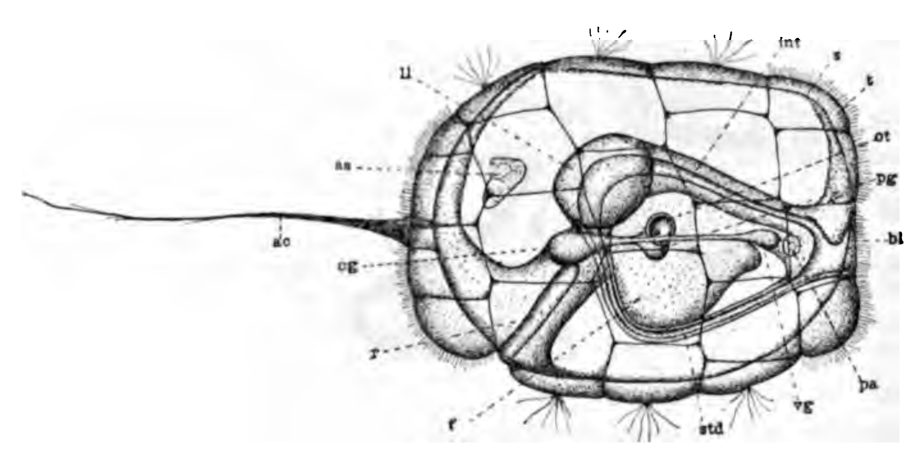



Fig. 394. **Larve von Yoldia limatula, etwa 90 Stunden alt**, von der linken Seite, nach DREW, 1899. *aa* Vorderer Schliessmuskel der Schale, *ac* Cilien der Scheitelplatte, *cg* Cerebralganglion, *r* Kanal, der von der Oberfläche zu den Cerebralganglien führt, *f* Fuss, *std* Stomodaeum, *vg* Visceralganglion, *pa* hinterer Schliessmuskel, *bl* Blastoporus, *pg* Pedalganglion, *ot* Otocyste, *t* Hülle, *s* Schale, *int* Darm, *ll* linker Lappen der Verdauungsdrüse.

Zuerst erscheinen die Pedalganglien, dann die Visceralganglien als Ectodermverdickungen; sie setzen sich mit den Cerebralganglien (bei Yoldia existiren keine gesonderten Pleuralganglien) durch Commissuren in Verbindung. Die Otocysten sind durch Ectodermeinstülpungen gebildet worden. Endlich ist zwischen dem Stomodaeum und dem Mitteldarm die Fussanlage aufgetreten.

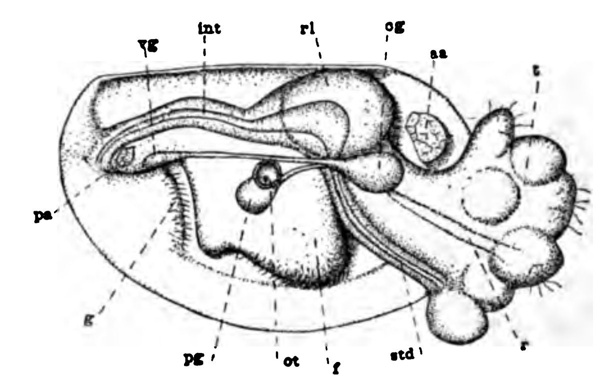



Fig. 395. **Yoldia limatula im Begriffe, die Larvenhülle abzuwerfen,** nach DREW, 1899. Reconstruction. Ansicht von der rechten Seite. Die rechte Schalen- und Mantelhälfte sind entfernt. Bezeichnungen wie in Fig. 394; ausserdem *g* Kiemenanlage, *rl* rechte Leberhälfte.

Nun giebt der Embryo die freischwimmende Lebensweise auf, sinkt zu Boden und wirft die Hülle ab. Gleichzeitig mit dieser gehen auch die Scheitelplatte, der zu den Cerebralganglien führende Kanal und das Stomodaeum bis in die Gegend des definitiven Mundes verloren (Fig. 395).

Wir haben nun schon ziemlich die Gestalt der erwachsenen Muschel vor uns. Der Fuss, der zunächst noch keine verbreiterte Sohle besitzt, ist bewimpert und gestaltet sich rasch in den Sohlenfuss des erwachsenen Thieres um; auch eine Byssusdrüse tritt auf. Am hinteren Theile der inneren Mantelfläche erscheint jederseits eine Verdickung: die Kiemenanlagen, von denen jede sich bald durch eine Einschnürung in 2 Lappen theilt. Erst viel später treten die Mundlappen auf (Fig. 396).

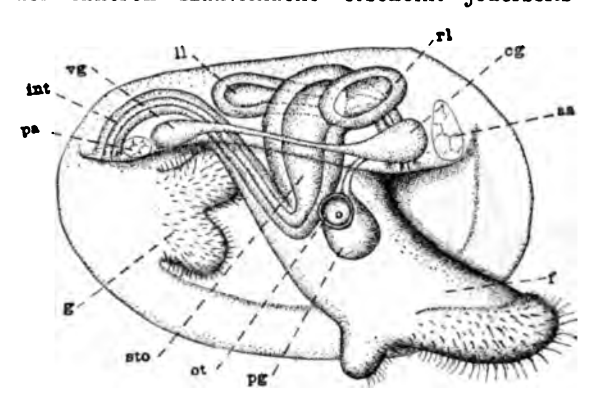



Fig. 396. **Yoldia limatula, etwa 10 Tage alt,** nach DREW, 1899. Darstellung und Bezeichnungen wie in Fig. 395. Ausserdem *sto* Magen.

Die Entwickelung verläuft bei Nucula proxima und N. delphinodonta in ziemlich übereinstimmender Weise wie bei Yoldia. Das Weibchen von N. delphinodonta baut aus Schleim und Fremdkörpern ein Gehäuse, das dem Hinterrande der Schale angeheftet wird, sich in die Mantelhöhle öffnet und zur Aufnahme der Eier dient. Die Eier machen hier ihre Entwickelung durch. In Folge dessen fehlt den Embryonen

ein freischwimmendes Stadium, und es sind die Cilien weder in so charakteristischen Wimperkränzen angeordnet, noch besitzt die Apicalplatte besonders lange Wimpern. Ein bemerkenswerther Unterschied in der Entwickelung beider Nuculaarten im Vergleich zu der von Yoldia zeigt sich darin, dass bei Nucula Scheitelplatte und Anlage der Cerebralganglien ein gemeinsames Ganzes bilden, und dass es nicht zur Ausbildung von Cerebraltuben kommt.

Die eigenthümliche, von der Entwickelung der anderen Lamellibranchier so stark abweichende Ontogenie der Nuculiden erinnert sofort an die bei Dondersia unter den Solenogastres bekannten Entwickelungsvorgänge. Die Larve von Yoldia mit den 5 cilientragenden Zellringen und Scheitelplatte stimmt ausserordentlich überein mit dem entsprechenden Stadium von Dondersia, und ebenso erinnert an diese das für die Muschellarven bis dahin ganz unbekannte Abwerfen der äusseren Partie des Embryonalkörpers. (Wir haben an früherer Stelle schon auf ähnliche Vorgänge in anderen Abtheilungen des Thierreichs hingewiesen.) Das Verlangen nach weiterer Kenntniss der Solenogastridenentwickelung macht sich jetzt nur um so dringender geltend. Aber auch an die Ontogenie anderer Molluskenformen zeigt die Protobranchierentwickelung Anklänge, so an die schon behandelte Ontogenie von Dentalium, bei welchem ein stark entwickeltes Velum, bestehend aus drei wimpernden Zellringen, auftritt. Die Entstehung der Cerebralganglien durch Invagination vom Ectoderm her ist nicht nur für Dentalium, sondern auch für manche Gastropoden beschrieben.

Diese Uebereinstimmungen führen dazu, dem Entwickelungsmodus, wie er für die Protobranchier festgestellt wurde, eine grössere Bedeutung zuzumessen, und sie geben auch das Recht, ihn zum Wenigsten für die Lamellibranchier als ursprünglichen zu betrachten, welche Annahme auch durch das sonstige primitive Verhalten der Protobranchier gestützt wird. Wie die Entwickelungsarten der übrigen Muscheln davon abzuleiten sind, bleibt vorläufig dahingestellt. Bedeutsam erscheint in dieser Hinsicht die oben erwähnte Thatsache, dass bei Teredo (und, wie es scheint, auch bei anderen Formen) ein Abwerfen des Velums constatirt werden kann.

---

Zum Schlusse wollen wir noch Folgendes hervorheben:

1) Die Schale erscheint auch bei den Muscheln zuerst als ein durchaus einheitliches Gebilde, eine cuticulare Abscheidung der Schalendrüse. Dieses einheitliche Schalenhäutchen geht über in das Periostracum der ausgebildeten Schale, und seine mediane Partie liefert das Ligament. Indem auf einem späteren Stadium dieses Schalenhäutchen von der dorsalen Medianlinie aus nach beiden Seiten ventralwärts abbiegt, wird es zweiklappig und ist nun in der Mediodorsalen durch eine gerade verlaufende Kante begrenzt. Die Kalkabscheidung erfolgt zunächst an zwei symmetrisch zu beiden Seiten des Körpers unter dem Schalenhäutchen gelegenen Stellen. Die Larvenschale (Prodissoconcha) sitzt, sofern sie sich erhält, den Wirbeln der fertigen Schale auf.

2) Auch bei den Monomyariern wird während der Entwickelung ein Dimyarierstadium durchlaufen (so für Ostrea nachgewiesen). Im Allgemeinen tritt bei den Muscheln zuerst der vordere Schalenmuskel auf, erst später der hintere. Bei den Monomyariern wird alsdann der vordere Adductor rückgebildet.

3) Die Bildung der Kiemen, soweit sie bis jetzt bekannt ist, verläuft nach zwei verschiedenen Entwickelungsmodi. Im einen Falle, z. B. bei Teredo

und Cyclas, zeigt sich die Kiemenanlage als eine zwischen Fuss und Mantel gelegene, einheitliche Epithelfalte, an welcher erst nachträglich Einsenkungen und Durchbrechungen, die zur Bildung von Spalten führen, sich bemerkbar machen. Im anderen Falle, z. B. bei Mytilus, Ostrea, Unionidae, treten an gleicher Stelle einzelne Papillen auf, die erst nachträglich zur Bildung eines Blattes sich mehr oder weniger vereinigen. Zuerst wird auf diese Weise das innere, dann ebenso das äussere Kiemenblatt jederseits gebildet. Noch fehlt aber die aufsteigende Lamelle eines jeden Kiemenblattes. Diese kommt durch Umschlagen der Ränder der durch Verwachsen der Papillen zuerst gebildeten, absteigenden Lamellen zu Stande. Die aufsteigende Lamelle ist zunächst einheitlich und gliedert sich erst nachträglich durch Auftreten von Spalten. Es leuchtet ein, dass dieser zweite Modus der Kiemenentwickelung sich viel eher, wenn auch nicht ganz, mit der auf vergleichend-anatomischer Grundlage begründeten Theorie der Phylogenese der Lamellibranchierkiemen vereinigen lässt.

### E. Cephalopoda.

Ueber die Entwickelung der Tetrabranchia (Nautilus) ist immer noch nichts bekannt, dagegen ist es in den letzten Jahren gelungen, die Eiablage von Nautilus macromphalus im Neucaledonischen Archipel zu beobachten. Die Eier werden einzeln bei Nacht abgelegt und mit dem einen Ende durch eine spongiöse Masse an fremden Gegenständen festgeheftet. Sie sind von einer doppelten Hülle von knorpelharter Consistenz umgeben; die innere Kapsel ist vollkommen geschlossen und von regelmässig ovaler Form, die äussere dagegen zeigt Durchbrechungen, Fortsätze und kammartige Erhebungen, die ihr ein charakteristisches Aussehen verleihen. Das Ei selbst enthält wie bei den Dibranchiaten eine grosse Dottermenge (Fig. 397).



Fig. 397. **Befruchtetes Ei von Nautilus macromphalus,** nach WILLEY, 1897 (Nature). Ansicht von oben, d. h. die festgeheftete, nach unten gekehrte Seite ist in der Abbildung nicht sichtbar.

Dibranchia. Das Ei ist gewöhnlich sehr gross und enthält, ähnlich den Haifisch-, Reptilien- und Vogeleiern, eine sehr ansehnliche Masse von Nahrungsdotter. Es gehört zum Typus der telolecithalen, meroblastischen Eier und wird von einer Eikapsel umhüllt. Zum mindesten sind die Eier, wenn etwa andere Kapseln fehlen, von einer Hülle umgeben, die, durch das Follikelepithel abgeschieden, als Chorion bezeichnet wird. Dieses Chorion zeigt in der Nähe des animalen Poles des Eies eine Micropyle. Zahlreiche Eikapseln können miteinander zu Schnüren, Strängen etc. verkittet werden. Die partielle Furchung vollzieht sich demgemäss am animalen Pole des Eies und führt hier zur Bildung einer Keimscheibe (Blastoderm).

Wir übergehen zunächst die ersten Entwickelungsvorgänge, speciell die Keimblätterbildung, und wenden uns zur Betrachtung der äusseren Gestaltung des Embryos an Hand der Entwickelung von Loligo.

O n t o g e n i e v o n L o l i g o. Das Ei von Loligo Pealei, von ovaler Form, zeigt, wie die meisten Cephalopodeneier dies wenigstens auf späteren Furchungsstadien demonstriren, von Anfang an einen ausgesprochen bilateral-symmetrischen Bau, im vorliegenden Falle ausgesprochen dadurch, dass eine Seite etwas abgeplattet erscheint, und dass auf dieser Seite das am animalen Pole gelegene Bildungsplasma weniger weit gegen den Aequator reicht, wie auf der gegenüberliegenden gewölbteren Seite (Fig. 398 A und B). Diese bilaterale Symmetrie steht beim Loligo-Ei in directer Beziehung zur Gestalt des Embryos, indem auf der gewölbteren Seite sich später der Mund, auf der abgeplatteten der After bildet.

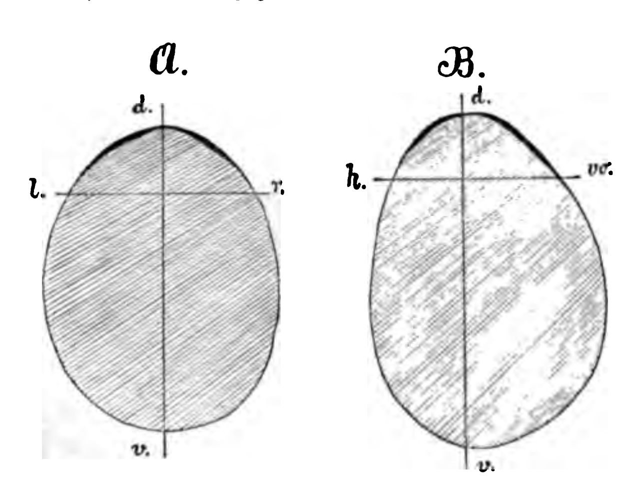



Fig. 398. **Zwei optische Schnitte durch das Ei von Loligo Pealei,** schematisch, nach WATASE. 1891 (aus KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwickelungsg.). Schnitt *B* liegt in der Medianebene, *A* senkrecht dazu in der Axe *d* — *r*. Nahrungsdotter schraffirt. *d* Dorsal, *r* ventral, *l* links, *r* rechts, *h* hinten, *vo* vorn.

Das aus der Furchung hervorgegangene Blastoderm breitet sich vom animalen Pole um den Nahrungsdotter herum aus und umwächst denselben allmählich vollständig. Bevor diese Umwachsung jedoch vollendet ist, treten bereits einzelne Anlagen auf der Keimscheibe deutlich hervor. Mit Bezug auf das erwachsene Thier ist der Keim so zu orientiren, dass die Mitte der Keimscheibe (der animale Pol) dorsal liegt, der obersten Spitze des Eingeweidesackes entspricht, während die Nahrungsdottermasse eine ventrale Lage hat. Dorsal, am animalen Pole bildet sich nun zunächst eine wulstförmige Erhebung: die Anlage des M a n t e l s. In der Mitte dieses Wulstes erscheint eine Einsenkung, die sich später vertieft und zu einer nach aussen abgeschlossenen Tasche wird; man bezeichnet die grubenförmige Vertiefung als S c h a l e n d r ü s e; endlich findet sich rechts und links unter den genannten Anlagen je eine starke wulstförmige Erhebung mit centraler grubenförmiger Vertiefung: die Anlage der A u g e n (Fig. 399 A).

Nachdem jetzt der Nahrungsdotter völlig vom Blastoderm umwachsen worden, zeigt sich vor und zwischen den Augenanlagen als ovale Grube die M u n d ö f f n u n g, und am ventralen Rande der ganzen Embryonalanlage, bei Loligo vulgaris ungefähr im Aequator des ursprünglichen Eies, zieht rings herum ein Wulst, der sich in einzelne Erhebungen gliedert: das erste Auftreten der A r m e. Wir wollen vor allem constatiren, dass das hinterste Armpaar zuerst deutlich wird (Fig. 399 B).

Rasch erscheinen nun weitere Gebilde. Hinter der Mantelerhebung finden sich 2 Höcker: die K i e m e n anlagen und etwas davor und seitlich davon jederseits eine langgestreckte Falte, die sich an der Bildung

des Trichters und der mit diesem zusammenhängenden Muskeln betheiligt: sie wird als hintere Trichterfalte bezeichnet. Wesentlich geht jedoch die Anlage des Trichters aus den sogen. vorderen Trichterfalten hervor, die unter dem erstgenannten Faltenpaar gelegen sind. Zwischen den Augenwülsten und den hinteren Trichterfalten treten als grubenförmige Einsenkungen die Otocysten auf, und später erst finden wir inmitten einer kleinen Erhebung hinter und unter dem Mantelwulst den After (Fig. 399 C und D).

Während dieser Vorgänge hat sich die ganze Embryonalanlage wieder mehr gegen den animalen Pol des ursprünglichen Eies zurückgezogen; sie setzt sich so deutlich von der grossen Dottermasse ab, die

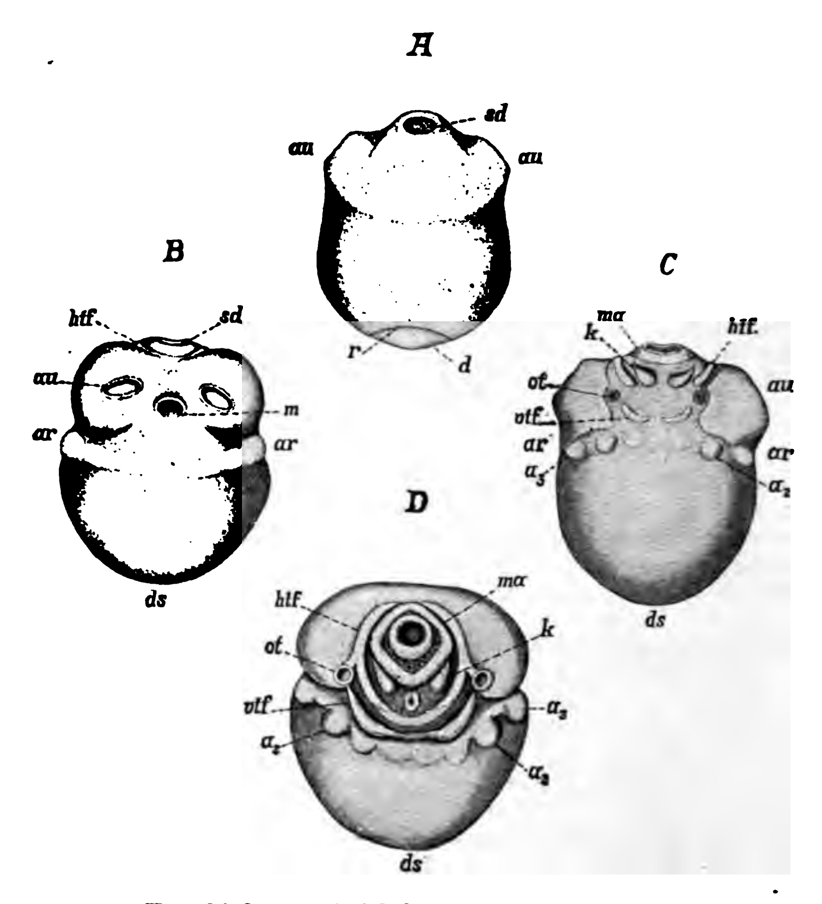



Fig. 399. **Verschiedene Entwickelungsstadien von Loligo vulgaris**, nach KORSCHELT, aus KORSCHELT und HEIDER, Lehrb. d. vergl. Entwickelungsg. *A* Frühes Stadium, auf dem nur Augen und Schalendrüse angelegt sind, *B—D* etwas ältere Stadien, *B* von der Mundseite, *C* von der Afterseite, *D* schräg von oben und hinten gesehen, vom Dottersack mehr dargestellt, als bei dieser Ansicht sichtbar ist. *ar* Anlagen der Arme, $a_1$, $a_2$ etc. erstes, zweites Armpaar etc. (Die Arme werden hier nach der Zeit des Auftretens numerirt, das hinterste ist also das erste. Bei der morphologischen Orientirung [siehe p. 182] haben wir die umgekehrte Numerirung gebraucht.) *au* Augenanlage, *d* Dotter, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalte, *k* Kiemen, zwischen den beiden Kiemenhöckern die Afteranlage, *m* Mundöffnung, *ma* Mantel, *ot* Otocysten, *r* Rand des Blastoderms, *sd* Schalendrüse, *vtf* vordere Trichterfalte.

jetzt von mehreren Zellhäuten umschlossen wird. Der Gegensatz zwischen Embryo und Dottermaterial tritt aber immer stärker hervor, indem sich jener mehr und mehr von dem letzteren abhebt und später durch eine Einschnürung am ventralen Rande der Embryonalanlage deutlich von ihm geschieden ist. Man spricht jetzt von einem Dottersack. Dieser besteht aber nicht nur aus dem äusserlich sichtbaren, unter dem Embryo gelegenen Theil, sondern er erstreckt sich auch in dem Maasse, als der Embryo sich abschnürt, tief in die Embryonalanlage hinein (Fig. 410). Der Dottersack zerfällt so in einen äusseren und einen inneren Abschnitt, welcher letzterer also ganz von der Embryonalanlage umschlossen erscheint. Zu keiner Zeit steht die Dottermasse in directer Communication mit dem Darm; sie wird überall, auch innerhalb der Embryonalanlage von einem Dotterepithel umhüllt, dessen hauptsächliche Aufgabe darin besteht, dem Embryo den Nahrungsdotter zur Verwerthung zuzuführen. In diesem Mangel einer Communication zwischen Darm und Dotter ist ein wesentlicher Unterschied gegenüber den entsprechenden Verhältnissen bei Wirbelthieren gegeben.

Auf den folgenden Stadien verengert sich die Oeffnung der Schalendrüse und gelangt schliesslich zum Verschluss. Der ganze Mantelwulst beginnt sich an seinem Rande vom übrigen Körper abzuheben; auf dem Mantel selbst erscheinen rechts und links neben der Schalendrüse als 2 Höckerchen die Anlagen der Flossen. Die hinteren Trichterfalten sind nach vorn zu herumgewachsen und endigen vorn in einer Platte: sie werden zum paarigen Halsmuskel, Musculus collaris, die Platte zur Nackenplatte. Die vorderen Trichterfalten erheben sich viel stärker und lassen bald ihre Bestimmung als Trichteranlage erkennen. Auf diesem Stadium, wie auch noch später, besteht der Trichter aus zwei gesonderten, halbröhrenförmigen Falten, in welcher Form er bei Nautilus zeitlebens bestehen bleibt. Wo die vorderen und hinteren Trichterfalten zusammenstossen, treten als zwei neue, nach oben ziehende Faltungen die Musculi depressores infundibuli auf (Fig. 400 A und B, 401).

Im Weitern hebt sich jetzt der Embryo noch mehr von dem Dottersack ab: er nähert sich allmählich der Gestalt des erwachsenen Thieres. Der Mantelrand wird überhängend, und der Mantel bedeckt bald wie eine Mütze den dorsalen Theil des Körpers; in die Mantelhöhle werden Kiemen und After einbezogen. Die Augenwülste sind gegenüber den anderen Partien immer noch von enormer Grösse. Die Arme legen sich, wie schon bemerkt, von hinten nach vorn der Reihe nach an, d. h. das vorderste Paar zuletzt; zugleich werden sie um die Kopfanlage herum nach vorn zu gegen die Mundseite verschoben. Der Mund liegt ursprünglich ganz ausserhalb des Armkreises (siehe noch Stadium Fig. 402 B) und wird erst von den vorrückenden Armen umwachsen. In ähnlicher Weise kommt nun auch die Verbindung zwischen äusserem und innerem Dottersack (Dottersackstiel) in den Kranz der Kopfarme hinein zu liegen. Erst spät treten die ersten Chromatophoren auf (Fig. 402 A und B, 403).

Loligo nimmt, was seine Embryonalentwickelung anbetrifft, in gewisser Beziehung innerhalb der Cephalopoden eine vermittelnde Stellung ein. Die Menge des Nahrungsdotters ist im Verhältnisse zur Keimscheibe zwar recht bedeutend, immerhin wird aber die Dottermasse vom Blastoderm ziemlich rasch völlig umwachsen, und erst nachträglich zieht

sich die Embryonalanlage wieder gegen den animalen Pol zurück, und bildet sich der scharfe Gegensatz von Embryo und Dottersack aus.

Von einer solchen Form ausgehend, gelangen wir zu Octopus und Argonauta, bei denen der Dottersack kleiner ist, besonders bei Argo-

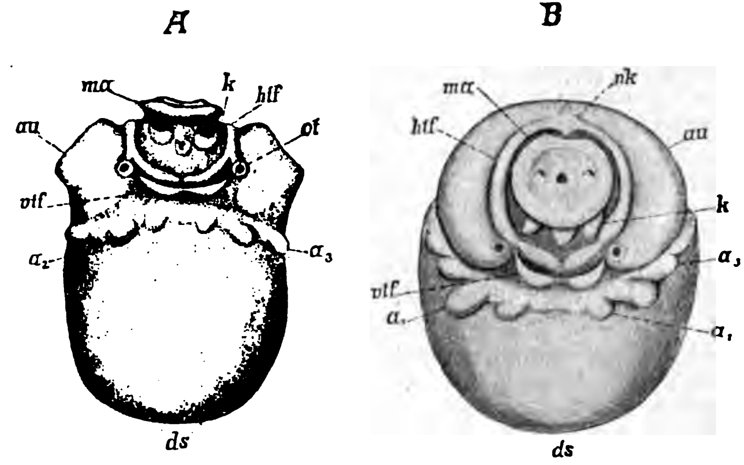



Fig. 400. **2 Entwickelungsstadien von Loligo vulgaris**, nach KORSCHELT (aus KORSCHELT und HEIDER). *A* Von hinten gesehen, *B* schräg von hinten-oben gesehen, vom Dottersack mehr dargestellt als sichtbar. $a_1$—$a_3$ Erstes bis drittes Armpaar, *au* Augenwulst, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalte, *k* Kiemen, *ma* Mantel (darauf als 2 Höcker die Anlagen der Flossen), *nk* Nackenknorpel, *ot* Otocysten, *vtf* vordere Trichterfalte. Zwischen den Kiemen liegt die Afterpapille.

nauta, und auch früher verschwindet. Der ganze Verlauf der Entwickelung zeigt aber in allen wesentlichen Punkten vollkommene Uebereinstimmung mit den entsprechenden Vorgängen bei Loligo. Als besonders interessant verdient die Thatsache hervorgehoben zu werden, dass bei Octopus im Laufe der Entwickelung kleine Flossenanlagen auftreten, die dann allerdings wieder verschwinden, wie ja das erwachsene Thier der Flossen verlustig geworden ist.

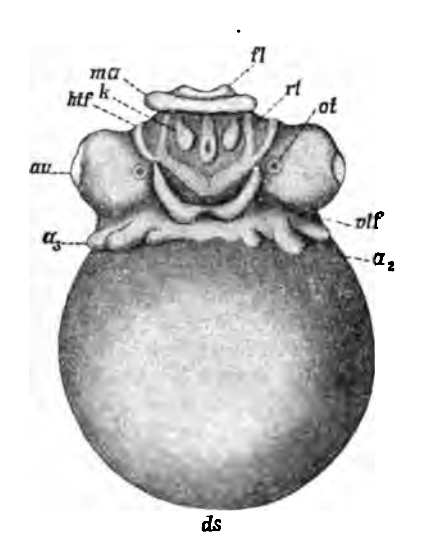



Fig. 401. **Embryo von Loligo vulgaris**, von hinten gesehen, nach KORSCHELT (aus KORSCHELT und HEIDER). Bezeichnungen wie früher. *fl* Flossen, *rt* Retractor des Trichters.

Schliesslich ist nun die Menge des Nahrungsdotters noch viel geringer bei Eiern, die einem Cephalopoden angehören, der nicht näher bestimmt werden konnte (vielleicht Ommastrephes) und dessen Laich pelagisch flottirt. Das ganze Ei wird bis zum vegetativen Pol vom

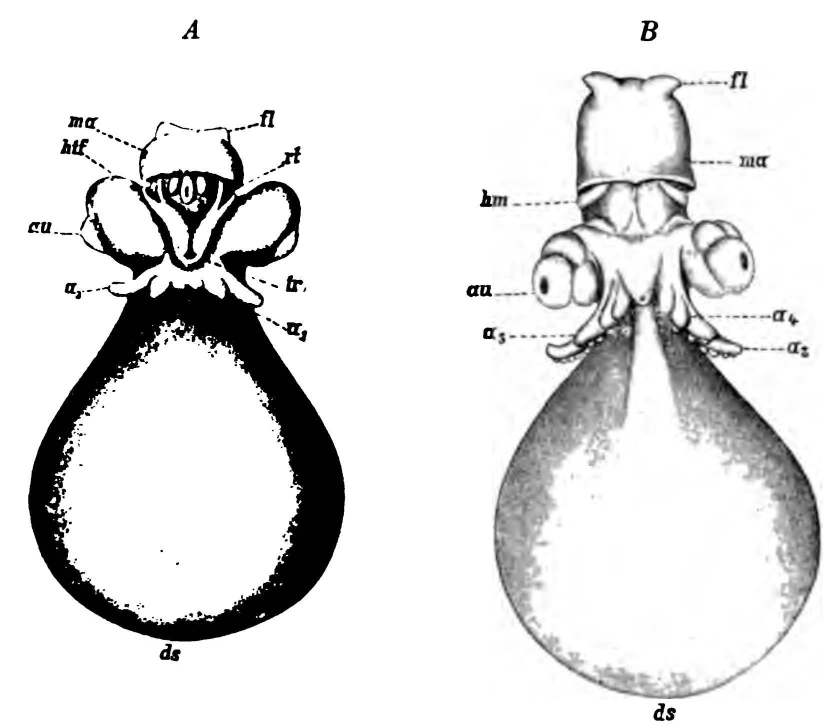



Fig. 402. **2 ältere Embryonen von Loligo vulgaris,** nach KORSCHELT (aus KORSCHELT und HEIDER). *A* von hinten, *B* von vorn gesehen. Bezeichnungen wie früher. *tr* Trichter, *hm* Halsmuskel.

Blastoderm umwachsen, ehe deutliche Organanlagen zu erkennen sind; auffälliger Weise treten hier die Chromatophoren sehr frühe am animalen Pole auf. Ein eigentlicher, äusserer Dottersack kommt hier nicht zur Ausbildung; die ganze Dottermenge ist ins Innere des Embryos eingeschlossen. Die Ausbildung des Embryos unterscheidet sich im Uebrigen, wenn man von den durch den Mangel des Dottersackes bedingten Modificationen absieht, keineswegs wesentlich von der für die bis dahin erwähnten Formen beschriebenen Art und Weise (siehe Fig. 178 p. 178).

Von Loligo wiederum ausgehend kommen wir in anderer Richtung zu einem Entwickelungsmodus, der extrem dem letztgenannten gegenüber steht. Charakteristisch für diese Art der Entwickelung ist das gewaltige Ueberwiegen des Nahrungsdotters gegenüber der Embryonal-

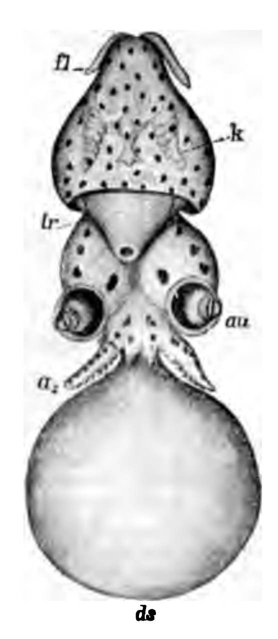



Fig. 403. **Embryo von Loligo vulgaris, an dem bereits Chromatophoren sichtbar sind,** nach KORSCHELT (aus KORSCHELT und HEIDER). Von hinten gesehen. Bezeichnungen wie früher.

anlage, die als blosse Kugelcalotte der Dottermasse am animalen Pole aufsitzt. Eine derartige Entwickelung zeigt das Ei von Sepia. Hier kann man nun mit Recht von einer Keim-Scheibe reden, und die Anlagen der Organe, die sich bei Loligo etc. auf die animale Hemisphäre vertheilen, sind hier in einem beschränkten Bezirke am animalen Pole mehr oder weniger flach ausgebreitet. Im Uebrigen verläuft auch hier der Entwickelungsgang nicht wesentlich anders als bei Loligo. Zunächst macht sich wieder eine wulstförmige Erhebung in der Mitte der Keimscheibe bemerkbar, in ihrem Centrum eine Einsenkung: Anlagen des Mantels und der Schalendrüse.

Zwei breite, vor der Mantelanlage gelegene, einen grossen Theil der Keimscheibe einnehmende Erhebungen werden als Kopflappen bezeichnet; da sich an ihnen die Augenanlagen differenziren, darf das ganze Gebilde wohl als dem mächtigen Augenwulst der anderen Embryonen entsprechendes gedeutet werden. Hinter dem Mantel tritt am Rande der Keimscheibe, diesem entlang nach vorn sich allmählich ausbreitend, ein Wulst auf, aus dem sich die Anlagen der Arme herausdifferenziren. Wiederum erscheint das hinterste Paar zuerst. Das Auftreten der Anlagen des Trichters, der Kiemen, der Otocysten, von Mund und After, ist nach dem früher Gesagten aus den Fig. 404 und 405 sofort verständlich. Während dieser Zeit hat das Blastoderm den Dotter erst in geringerem Maasse

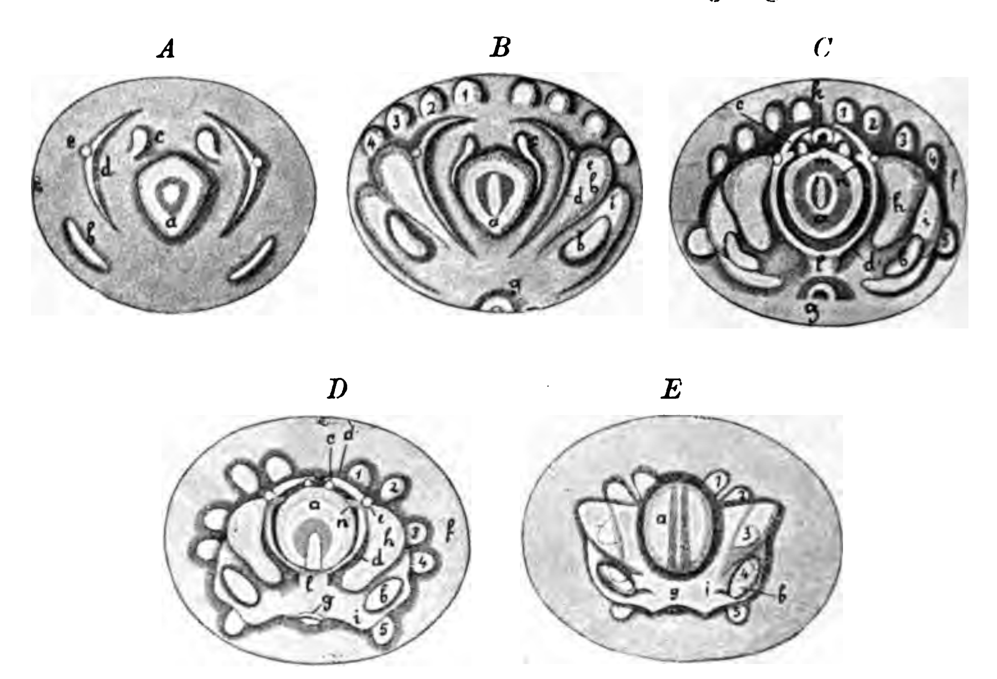



Fig. 404. **Ontogenie von Sepia,** nach KOELLIKER, 1844. *A*—*E* 5 Entwickelungsstadien. Man sieht die dem Dotter aufliegende Keimscheibe von ihrer freien Oberfläche, deren Centrum der dorsalen Spitze des Eingeweidesackes der erwachsenen Sepia entspricht. Die Vorderseite des Embryos ist in den Figuren nach unten gekehrt. *a* Eingeweidesack mit Mantel, *b* Augenanlagen, *c* Kiemenanlagen, *d* Trichterhälften, *e* Anlage der Otocysten (nach KOELLIKER des Trichterknorpels), *f* peripherer Theil des Blastoderms, welcher, den Dotter allseitig umwachsend, den Dottersack bildet, *g* Mund, *h* hinterer Kopflappen, *i* vorderer Kopflappen, *k* After, *5* vorderes oder erstes Armpaar, *4*, *3*, *2*, *1* zweites, drittes, viertes und hinterstes Armpaar.

umwachsen und der grösste Theil desselben tritt noch frei zu Tage. Dann erhebt sich die Embryonalanlage allmählich vom Dotter, der zugleich zum Theil ins Innere des Embryos einbezogen wird; äusserer und innerer

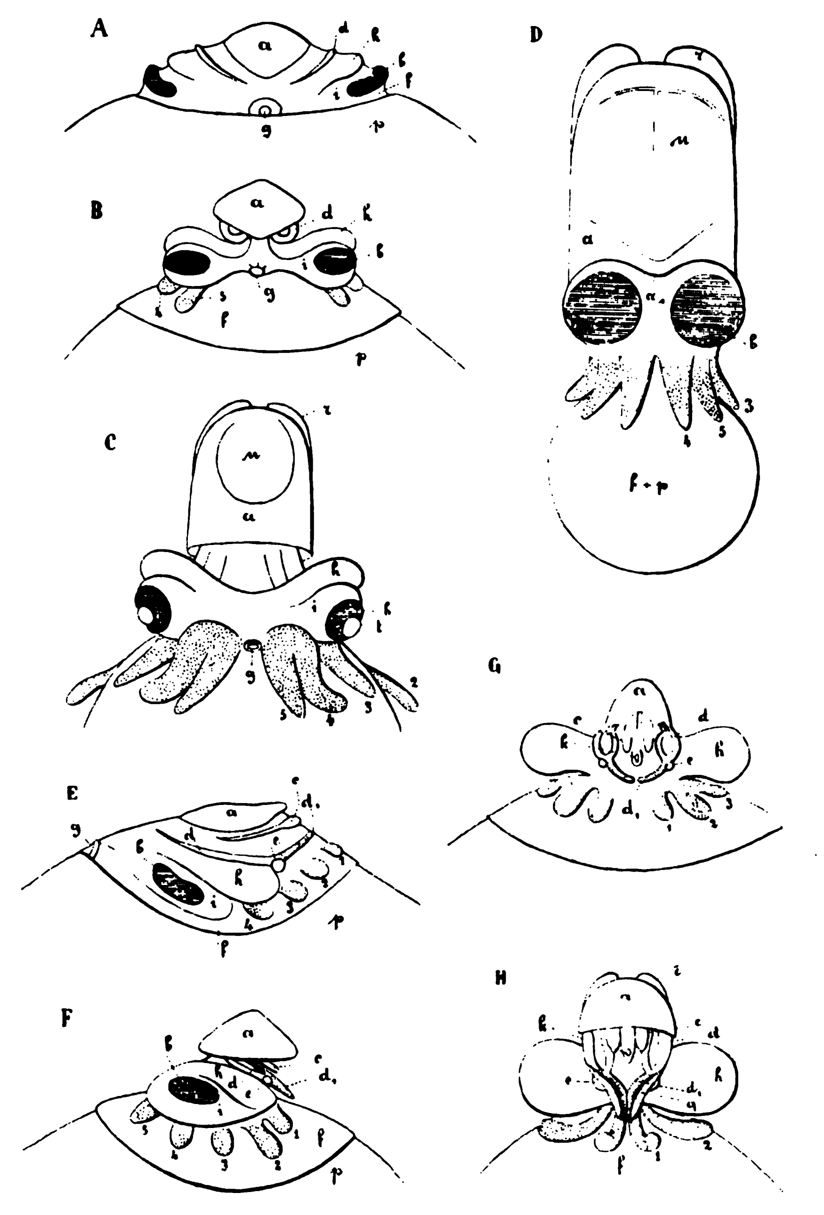



Fig. 405. **Verschiedene Stadien der Entwickelung von Sepia,** nach KOELLIKER, 1844. *A*, *B*, *C*, *D* von vorn; *E* und *F* von der linken Seite; *G* und *H* von hinten. Bezeichnungen wie in Fig. 404; ferner: *d* Anlage des Trichter-Nackenmuskels (Collaris), $d_1$ paarige Anlage des eigentlichen Trichters, *p* Dotter, $a_1$ Mantelrand, *t* Augeneinstülpung?, *μ* Gegend der Schale oder Schulpe, *q* umgeschlagener Rand der beiden Trichteranlagen, *r* Flossen. Bei *G* ist die Mantelfalte in die Höhe gehoben.

Dottersack sind durch einen Dottersackstiel verbunden. Für das Weitere können wir auf die Fig. 405 verweisen.

---

Wir hätten nun noch mit einigen Worten auf die Keimblätterbildung bei den Cephalopoden zurückzukommen und sodann die Entwickelung der inneren Organe und die innere Differenzirung der äusserlich sichtbaren Organe zu berühren.

Damit betreten wir jedoch eines der schwierigsten und strittigsten Gebiete in der Embryologie der Mollusken. Trotz neuerer Untersuchungen sind die hieher gehörigen Fragen noch in keiner Weise befriedigend abgeklärt.

Als Resultat der partiellen Furchung erscheint eine dem animalen Pole des Eies aufsitzende Keimscheibe, bestehend aus einer Schicht polygonal begrenzter Plattenzellen, von denen nur die peripher gelegenen gegen den ungefurchten Theil des Bildungsdotters hin nicht scharf abgegrenzt sind und als Blastoconen bezeichnet werden (Fig. 406).

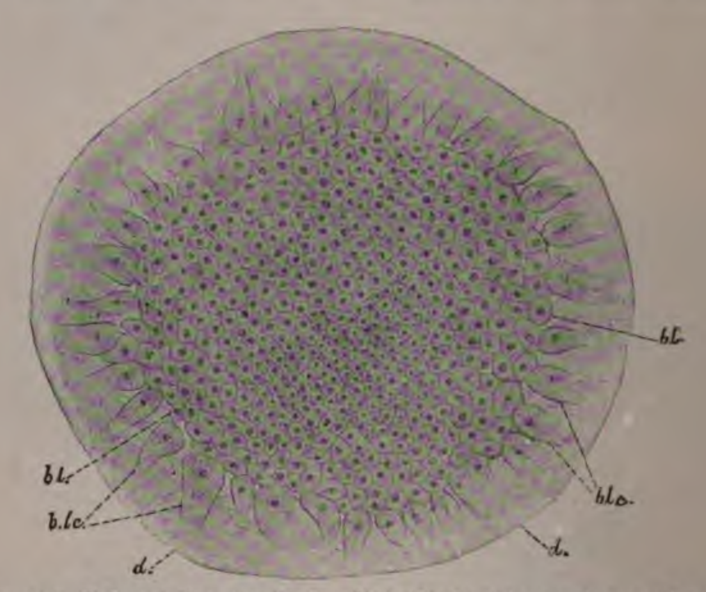



Fig. 406. **Keimscheibe von Sepia officinalis in einem späteren Furchungsstadium,** nach VIALLETON, 1888 (aus KORSCHELT und HEIDER). *bl* Blastomeren, *blc* Blastoconen, *d* Dotter.

Die Keimscheibe verdickt sich sodann an den peripheren Theilen durch Vermehrung der Zellen und wird hier mehrschichtig. Zugleich zeigen jetzt die Blastoconen die Tendenz, aus dem Zusammenhang mit dem Blastoderm sich zu lösen und sich auf der Oberfläche des Nahrungsdotters zu zerstreuen (Fig. 407).

Da dieses Dottermaterial nun bald von einer Schicht ganz flacher Zellen umgeben erscheint, dem Dotterepithel, wird angenommen, dass das letztere aus den ausgewanderten Blastoconen hervorgegangen sei. Dieses Dotterepithel umschliesst alsdann die gesammte Menge des Nahrungsdotters, auch in der Gegend der Embryonalanlage. Unterdessen hat sich auch die ursprüngliche, einfache, oberflächlich gelegene Zell-

schicht der Keimscheibe, die wir gleich als Ectoderm bezeichnen wollen, über den Nahrungsdotter ausgedehnt, und die am Rande der Keimscheibe als Verdickungsschicht unter dem Ectoderm entstandene Zellmasse ist gegen den animalen Pol vorgewachsen. Wir treffen also auf einem durch den animalen und vegetativen Pol des Eies gehenden Schnitte

1) im Bezirke der Embryonalanlage 3 übereinander liegende Schichten, zu äusserst das aus einer Zelllage bestehende Ectoderm, darunter eine aus mehreren Zelllagen gebildete, mittlere Schicht (hervorgegangen aus der peripheren Verdickung der Keimscheibe), und zu innerst über dem Nahrungsdotter das einschichtige Dotterepithel;

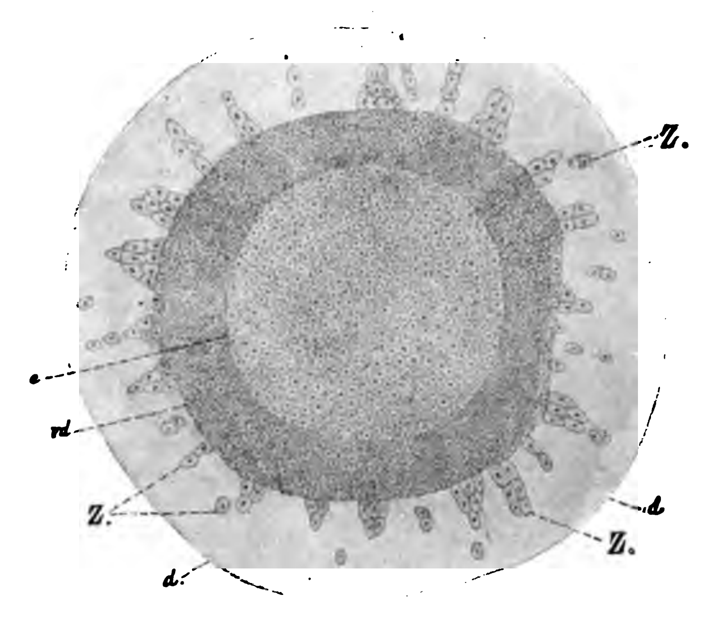



Fig. 407. **Keimscheibe von Sepia officinalis beim Beginn der Keimblätterbildung,** nach VIALLETON, 1888 (aus KORSCHELT und HEIDER). *d* Dotter, *e* einschichtiger Theil der Keimscheibe, *vd* verdickter (mehrschichtiger) Theil der Keimscheibe (Area opaca), *Z* Zellen, die im Begriffe sind, sich von der Keimscheibe loszulösen.

2) ausserhalb des Bezirkes der Embryonalanlage über der Dottermasse 2 Zelllagen, aussen das Ectoderm, innen das Dotterepithel. Freilich wandern bald auch Elemente der mittleren Schicht zwischen diese beiden ein, so dass die ganze Dottermasse von 3 Schichten umgeben wird (Fig. 408).

Sind nun die Autoren über die Deutung der äussersten Zellschicht als Ectoderm einig, so sind die Auffassungen über die mittlere Schicht und das Dotterepithel um so strittiger.

Eine Auffassung geht dahin, dass die ganze, vom Rande der Keimscheibe unter ihr gegen das Centrum vordringende Zellmasse ein Meso-Entoderm darstellt, aus dem sich dann die unterste Lage als Entoderm differenzirt und das Dotterepithel sowie auch die Mitteldarmanlage liefert, während die übrig bleibenden Theile als Mesoderm aufzufassen sind. Dem gegenüber wird nun neuerdings eine, übrigens schon früher ge-

äusserte Ansicht vertheidigt, die das Dotterepithel, das nur aus den Blastoconen hervorgehen soll, allein als Vertreter des Entoderms ansieht; dieses Dotterepithel hätte weder für die Bildung des Darmes, noch anderer Organe irgendwelche directe Bedeutung. Der Mitteldarm würde danach aus jener mittleren Zellschicht, dem Mesoderm, hervorgehen.

Der Mitteldarm legt sich frühzeitig als Epithelplatte an, deren Abkunft, sei es vom Dotterepithel, sei es vom sogen. Mesoderm, nicht sicher festgestellt ist (Fig. 408 D).

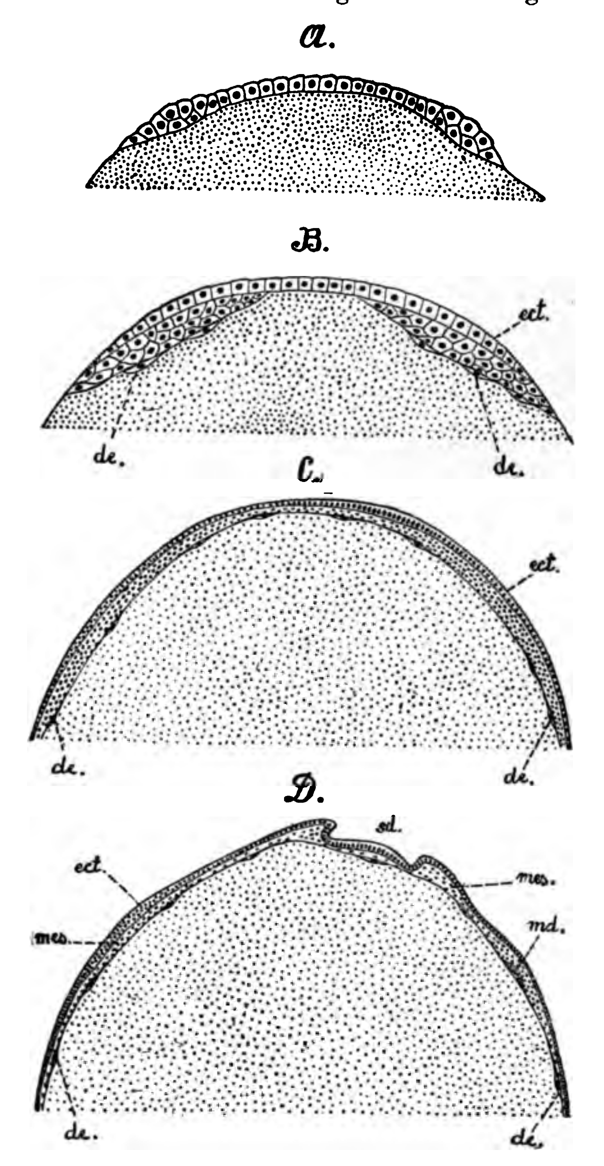



Fig. 408. **Schematische Darstellung der Keimblätterbildung bei den Cephalopoden,** nach KORSCHELT (aus KORSCHELT und HEIDER). *A* Verdickung des Keimscheibenrandes, *B* und *C* Differenzirung des Dotterepithels. Weitere Ausbreitung der Keimscheibe über den Dotter. *D* Differenzirung der Mitteldarmanlage und des Mesoderms. *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *md* Mitteldarmanlage, *mes* Mesoderm, *sd* Schalendrüse. Bei *ect* in *D* die Anlage des Cerebralganglions.

Die Anlage erhebt sich bald als Säckchen über dem Dotterepithel, die Oeffnung gegen das letztere gerichtet; zu keiner Zeit existiert jedoch eine directe Communication mit dem Dotter (Fig. 409). An dem nach hinten gerichteten Ende, in der Gegend, wo sich später der After bildet, tritt eine Ausstülpung auf, die Anlage des Tintenbeutels. Der ganze Abschnitt, der beim erwachsenen Thiere als Enddarm zu bezeichnen ist, sowie der Tintenbeutel gehen somit aus der einheitlichen, vor Allem auch den Mitteldarm liefernden Anlage hervor. Ein eigentliches Proctodaeum, ectodermaler Abkunft, fehlt, nur der After bildet sich als minimale Ectodermeinstülpung. Dagegen wird auf der vorderen Seite der Embryonalanlage eine grössere Ectodermeinsenkung sichtbar, die einem ansehnlichen

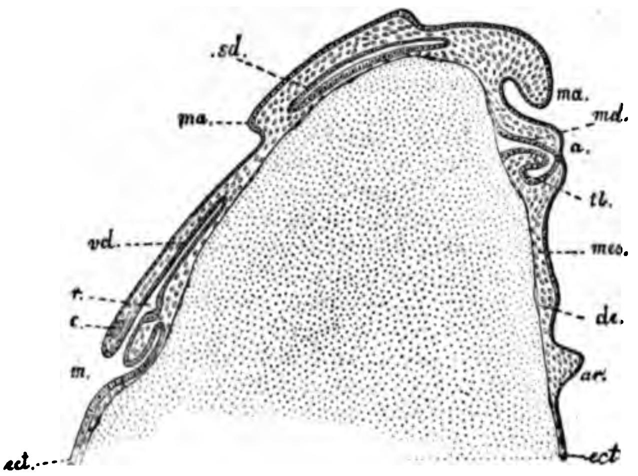



Fig. 409. **Sagittalschnitt durch einen Embryo von Loligo vulgaris**, etwas schematisirt, nach KORSCHELT (aus KORSCHELT und HEIDER). *a* Gegend des Afters, *ar* Armanlage, *c* Cerebralcommissur, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *m* Mund, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *tb* Tintenbeutel, *vd* Vorderdarm.

Stomodaeum Ursprung giebt. Aus ihm geht der Vorderdarm mit seinen Anhangsgebilden (Speicheldrüsen, Zungenapparat etc.) hervor. Vorderdarm und Mitteldarm wachsen einander entgegen und vereinigen sich, nachdem am letzteren als besondere Differenzirungen Magen und Verdauungsdrüse hervorgetreten (Fig. 410).

Erfreuliche Uebereinstimmung zeigen die Resultate der neuesten Untersuchungen in Bezug auf das

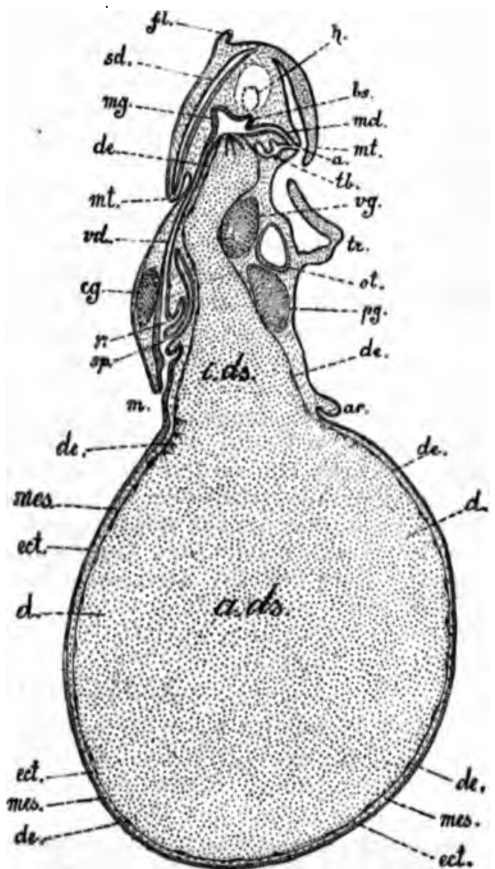



Fig. 410. **Sagittalschnitt eines älteren Embryos von Loligo vulgaris**, in etwas schematisirter Darstellung, nach KORSCHELT (aus KORSCHELT und HEIDER). *a* After, *a.ds* äusserer Dottersack, *ar* Armanlage, *bs* Blindsack des Darmes, *cg* Cerebralganglion, *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *fl* Flosse, *h* Herz, *i.ds* innerer Dottersack, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *mg* Magen, *mt* Mantelrand, *ot* Otocyste, *pg* Pedalganglion, *r* Radulatasche, *sd* Schalensack, *sp* Speicheldrüse, *tb* Tintenbeutel, *tr* Trichter, *vd* Vorderdarm, *vg* Visceralganglion.

Nervensystem. Die wichtigsten Ganglien entstehen selbständig als Ectodermverdickungen. Früher hatte man diese Anlagen allgemein als mesodermale bezeichnet. Erst allmählich rücken die Ganglienanlagen zusammen und bilden schliesslich die einheitliche, den Schlund umgebende Masse.

Wir verzichten darauf, die Entwickelung der übrigen Organe, die weniger gut bekannt ist, zu besprechen. Die Entwickelung des Auges ist schon p. 265 in den Hauptzügen geschildert. Nur noch ein Wort über die sogen. Schalendrüse. Diese tritt, wie wir sahen, sehr frühe als Vertiefung im Centrum der Mantelanlage, an der dorsalen Spitze der ganzen Embryonalanlage, auf. Die Oeffnung der Grube wird enger und schliesst sich vollständig, so dass man jetzt besser von einem Schalensack redet, der sich nun auf der Vorderseite des Embryos ausdehnt und dessen Epithelauskleidung die Schale abscheidet. So verhält es sich bei den Cephalopoden mit inneren Schalen, deren Entwickelung allein wir kennen. Wir haben schon früher erwähnt (Abschnitt Schale), dass auch die Octopoden eine solche Schalendrüse anlegen und dass bei manchen von ihnen in der That noch Rudimente von Schalen gebildet werden (entsprechend dem paarigen Auftreten der letzteren sind die Schalensäcke auch paarig); aber auch bei Argonauta z. B., wo keine Spur einer Schale (wenigstens einer inneren) mehr vorhanden ist, tritt eine Schalendrüse auf und verschwindet im Laufe der Entwickelung wieder. Die Schale des Weibchens von Argonauta wird erst viel später, in postembryonaler Zeit, gebildet.

Erwähnen wir endlich noch, dass der Theil des Blastoderms, der über den Dotter vorwächst, vollständig oder theilweise bewimpert ist; damit im Zusammenhange steht das Rotiren des Embryos innerhalb der Eihaut, das z. B. bei Loligo beobachtet wurde.

Den Cephalopoden-Embryonen fehlt ein Velum (nur bei gewissen Entwickelungsstadien von Loligo Pealei wurde die Andeutung eines solchen constatirt). Dieses Fehlen findet seine Erklärung in der directen Entwickelung dieser Mollusken im Innern von Eikapseln, auf Kosten einer grossen Masse von Nahrungsdotter.

Zum Schlusse mögen 2 wichtige Thatsachen aus der Entwickelung der Dibranchiaten besonders betont werden. 1) Wichtig für die Auffassung der Arme als Theile des Fusses. Die Anlagen der Arme treten hinter den Kopfanlagen auf und schieben sich erst secundär um den Kopf herum und unter denselben. Der Mund liegt aber noch auf ganz späten Stadien am Vorderende des Armkranzes (Fig. 402 B und 405 C). 2) Der Trichter entsteht aus 2 seitlichen, getrennten Anlagen, die erst secundär an ihrem freien Rande verwachsen. Wichtig mit Hinblick auf die bei Nautilus zeitlebens bestehende Trennung der beiden Trichterlappen. Bezüglich der Auffassung des Trichters als Epipodium vergl. p. 178.

## XXIV. Phylogenie.

Wir wollen uns hier kurz fassen. Directe Anknüpfungspunkte des Molluskenstammes an andere Abtheilungen des Thierreiches sind zur Zeit nicht bekannt. Ueber den Ursprung der Mollusken steht subjectiven Ansichten Thür und Thor offen. Unsere subjective Ansicht ist die, dass die Mollusken von turbellarienähnlichen Thieren abstammen, welche

sich durch den Erwerb eines Enddarmes, eines Herzens und wenigstens theilweise Umwandlung von Gonadenhöhlungen zu einer secundären, ursprünglich paarigen Leibeshöhle von der Organisation der heute bekannten Platoden entfernt hatten. Die Uebereinstimmung im Nervensystem der niederen Mollusken (Chiton, Solenogastres, zum Theil auch Diotocardier) mit demjenigen der Platoden ist eine ganz auffällige: Strickleiternervensystem mit Hauptstämmen, welche in ihrer ganzen Länge einen Besatz von Ganglienzellen aufweisen. Pleurovisceralstränge = Seitenstränge der Platoden; Pedalstränge = ventrale Längsnervenstämme der Platoden. Wenn eine solche hypothetische Stammform zum Schutze des Körpers eine Rückenschale, vielleicht zunächst in Gestalt einer derben Cuticula mit eingelagerten Kalkkörperchen, absonderte, so war die nothwendige Folge davon die Ausbildung der typischen Molluskenorganisation: Die Ausbildung der Schale entfremdete einen grossen Theil der Körperoberfläche der ursprünglichen respiratorischen Function und führte zur Ausbildung localisirter Kiemen, die durch das Mittel der Ausbildung einer Mantelfalte sich unter den für die nothwendig zarthäutigen Organe äusserst nützlichen Schutz der Schale begeben konnten. Schwund der Musculatur an der von der Schale bedeckten Rückenseite und damit Schwund der dorsalen Längsnervenstämme. Stärkere Ausbildung der schon bei den Planarien stärker entwickelten Musculatur der Bauchseite = Bildung des Fusses mit seiner flachen Kriechsohle. Umwandlung eines Theiles der dorsoventralen Musculatur zu einem Schalenmuskel.

Bei dieser Ableitung der Mollusken wäre die charakteristische Molluskenlarve — ohne dass wir sie auf die Annelidentrochophora zu beziehen brauchten — in folgender Weise zu erklären. Sie entspricht der Turbellarienlarve (MÜLLER'sche Larve der Polycladen etc.), in welche Molluskencharaktere zurückverlegt sind: Schalendrüse, Schale, After, Fuss. Der präorale Wimperkranz (das Velum) der Molluskenlarve entspricht dem nämlichen Gebilde der Turbellarienlarven. Die Urniere der Molluskenlarve entspricht einem vereinfachten Turbellarien-Wassergefässsystem, während sowohl die bleibenden Nephridien, als Ei- und Samenleiter morphologisch mit Leitungswegen der Geschlechtsproducte bei den Turbellarien zu homologisiren sind.

---

## Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

In der ersten Abtheilung, A, des Litteraturverzeichnisses sind die Titel nach den Verfassern alphabetisch, in der zweiten Abtheilung, B, chronologisch nach dem Erscheinen geordnet.

### A. Abhandlungen, welche die gesammte Anatomie des Molluskenstammes, einer Klasse oder einer einzelnen Form betreffen, oder die sich doch auf mehrere Organsysteme beziehen.

**Zusammenfassende Werke. Handbücher. Schriften allgemeineren Inhaltes. Untersuchungen, die sich über alle oder mehrere Klassen erstrecken.**

***Boll, F.***, *Beiträge zur vergleich. Histiologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. Supplementband. 1869.*

***Bronn, H. G.***, *Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III: Malacozoa. I. Malacozoa acephala. 1862. II. Malacozoa cephalophora, von W. Keferstein. 1862—1866. Neue Auflage siehe unter Simroth.*

**Cooke, A. H.,** *Molluscs, in: The Cambridge natural history ed. by S. F. Harmer and A. E. Shipley. London 1895.*

**Coupin, H.,** *Les Mollusques. Introduction à l'étude de leur organisation, développement, classification, affinités et principaux types. Paris 1892.*

**Cuvier, G.,** *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817.*

**Dall, W. H.,** *Report on the Mollusca, in: Reports on the results of dredging . . . by the U. S. steamer Blake. Bull. mus. comp. zool. Cambridge. Vol. XII, 1886. Vol. XVIII, 1889.*

**Deshayes, G. P.,** *Traité élémentaire de Conchyliologie. 3 Vol. Paris 1839—1857.*

—, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie). 1848.*

**Eydoux et Souleyet.** *Voyage autour du monde sur la corvette la Bonite. Histoire naturelle: Zoologie. Paris 1852.*

**Fischer, Paul,** *Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. Histoire naturelle des Mollusques vivants et fossiles. Paris 1887.*

**Grobben, K.,** *Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Classe. Bd. 103. 1894.*

**Jhering, H. v.,** *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.*

**Keber, G. A. F.,** *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere. Königsberg 1851.*

**Lankester, E. Ray,** *Mollusca, in: Encyclopaedia britannica. 9. ed. Vol. 16. 1883.*

**Leuckart, R.,** *Zoologische Untersuchungen. Heft 3. Giessen 1854.*

**Pelseneer, P.,** *Introduction à l'étude des Mollusques. Bruxelles 1894. (Mém. d. l. soc. roy. malac. de Belgique. T. 27). Neue Auflage erschienen als Mollusques, in Traité de zoologie publié par R. Blanchard. Fasc. XVI. 1897.*

—, *Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. cour. et Mém. d. savants étrangers publ. p. l'Acad. Roy. de Belgique. T. 57. 1899. (Konnte nur noch bei den letzten Abschnitten des Kapitels Mollusca der 2. Aufl. dieses Lehrbuches berücksichtigt werden.)*

**Plate, L.,** *Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 9. 1895.*

**Poli, J. X.,** *Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome. 3 Bde. 1791—1795.*

**Simroth, H.,** *Ueber einige Tagesfragen der Malacozoologie, hauptsächlich Convergenzerscheinungen betreffend. Zeitschr. f. Naturw. Halle. Bd. 62. 1889.*

—, *Mollusca, in H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. 3. Neue Auflage. Bis jetzt erschien: 1. Abth. Amphineura und Scaphopoda und von der 2. Abth. Gastropoda ein Theil. 1892 —.*

**Thiele, J.,** *Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Thiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 25. 1891.*

**Tryon, G.,** *Manual of conchology. Philadelphia 1878 —. Fortgesetzt von Pilsbry, H. A.*

**Verrill, A. E.,** *The Molluscan archetype considered as a Veliger-like form, with discussions of certain points in Molluscan morphology. Americ. Journ. Science (Silliman) (4). Vol. 2. 1896.*

**Woodward, S. P.,** *A Manual of the Mollusca. Verschiedene Auflagen.*

## Amphineura.

**Burne, R. H.,** *Notes on the anatomy of Hanleya abyssorum. Proc. malac. soc. London. Vol. 2. 1896.*

**Graff, L.,** *Anatomie des Chaetoderma nitidulum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26. 1875.*

—, *Neomenia und Chaetoderma. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 28. 1877.*

**Haller, B.,** *Die Organisation der Chitonen der Adria. Arb. Zool. Inst. Wien, I. Theil, Bd. 4. 1882; II. Theil. Bd. 5. 1883.*

—, *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren. Morphol. Jahrb. Bd. 21. 1894.*

**Hansen, G. A.,** *Anatom. Beskrivelse af Chaetoderma nitidulum. Nyt magaz. for naturvidenskab. Bd. 22. 1877.*

—, *Neomenia, Proneomenia und Chaetoderma. Bergens Mus. Aarsber. f. 1888. (1889.)*

**Heuscher, J.,** *Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 27. 1893.*

**Hubrecht, A. A. W.,** *Proneomenia Sluiteri. Niederl. Arch. für Zool. Suppl.-Band 1. 1881.*

—, *A contribution to the morphology of Amphineura. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 22. 1882.*

—, *Dondersia festiva gen. et spec. nov., in: Donders Feestbundel. Nederl. Tijdschr. van Geneesk. 1888.*

**Jahn, J. J.**, *Duslia, eine neue Chitonidengattung aus dem böhm. Untersilur. Sitzber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Classe. Bd. 102. 1894.*

**Koren, J.**, und **Danielssen, D. C.**, *Descriptions of new species belonging to the genus Solenopus, with some observations on their organisation. Ann. Mag. nat. hist. (5). Vol. 3. 1879.*

**Kowalevsky, A.**, und **Marion, A. F.**, *Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores. Ann. Mus. hist. nat. Marseille. T. 3. 1887.*

**Middendorff, A. Th. v.**, *Beiträge zu einer Malacozoologia rossica. I. Beschreibung und Anatomie neuer oder für Russland neuer Chitonen. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg (6). T. 6. 1849.*

**Plate. L.**, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Bis jetzt erschien: Specieller Theil. Theil A. Zool. Jahrb. Supplement 4. 1897. Theil B. Zool. Jahrb. Suppl. 4 (Fauna Chilensis). 1899. Theil C, enthaltend den Rest der speciellen Untersuchungen und allgemeine Erörterungen, wird bald erscheinen. Umfassendstes modernes Werk über die Anatomie der Chitonen. Ausserdem:*

—, *Kritik des Aufsatzes von P. Pelseneer: Sur la morphologie des branchies et des orifices rénaux et génitaux des Chitons. Zool. Anz. Jahrg. 20. 1897.*

—, *Beiträge zur vergl. Anatomie der Chitonen. Proc. internat. Congr. Zool. Cambridge. 1898.*

*Ferner zahlreiche Mittheilungen über Chitoniden, die in den Jahren 1893—1898 in den Sitzber. d. Kgl. preuss. Ak. d. Wiss. Berlin, in den Sitzber. d. Ges. natf. Freunde Berlin, in den Verh. d. deutsch. zool. Ges. etc. erschienen sind.*

**Pelseneer, P.**, *Sur la morphologie des branchies et des orifices rénaux et génitaux des Chitons. Bull. scient. France et Belg. T. 31. 1897.*

*Siehe ferner oben: Recherches sur les Mollusques archaïques.*

**Pruvot, G.**, *Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France. Arch. Zool. expér. (2). T. 9. 1891.*

**Schiff, M.**, *Beiträge zur Anatomie von Chiton piceus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 9. 1857.*

**Sedgwick, A.**, *On certain points in the anatomy of Chiton. Proceed. Roy. Soc. London. Vol. 33. Dec. 1881.*

**Simroth, H.**, *Kritische Bemerkungen über die Systematik der Neomeniiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56. 1893.*

*Dann Amphineura in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.*

**Thiele, J.**, *Beiträge zur vergl. Anatomie der Amphineuren. I. Ueber einige Neapeler Solenogastres. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58. 1894.*

—, *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren. Biol. Centralbl. Bd. 15. 1895.*

—, *Zwei australische Solenogastres. Zool. Anz. Jahrg. 20. 1897.*

**Tullberg, T.**, *Neomenia a new genus of invertebrate animals. Bih. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 3. 1875.*

**Wirén, A.**, *Studien über die Solenogastres. I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén. Kongl. Svenska Vet.-Ak. Handl. Bd. 24. 1892.*

—, *II. Chaetoderma productum, Neomenia, Proneomenia acuminata. Kongl. Svenska Vet.-Ak. Handl. Bd. 25. 1893.*

**Zograf, N.**, *Remarque sur une forme intéressante et assez rare d'Amphineura polyplacophora (Cryptochiton Stelleri Midd.) Mém. soc. zool. France. T. 9. 1896.*

*Ausserdem Arbeiten von van Bemmelen, Dall, Pelseneer etc.*

**Gastropoda.**

**Alder, J.**, und **Hancock, A.**, *A monograph of the British Nudibranchiate Mollusca. London 1850—1851.*

**Amaudrut, A.**, *La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat., Zool. (8). T. 7. 1898.*

**André, E.**, *Contributions à l'anatomie et à la physiologie des Ancylus lacustris et fluviatilis. Revue suisse de zool. T. 1. 1893.*

**Bergh, R.**, *Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden, I. II. III. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 29, 30, 33. 1879—1883.*

—, *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morphol. Jahrb. Bd. 10. 1884.*

—, *Report on the Nudibranchiata of the Chall. Exped. Report Chall. Zool. Vol. 10. 1884.*

—, *Die Marseniaden, in: Zool. Jahrb. Bd. 1. 1886, und in: Semper, C., Reisen im Archipel der Philippinen. 2. Th. Wissensch. Resultate. Suppl.-Heft 3. 1886.*

—, *Die Titiscanien, eine Familie der rhipidoglossen Gasteropoden. Mit 3 Taf. Morphol. Jahrb. Bd. 16. 1890.*

**Bergh, R.**, *Die cladohepatischen Nudibranchien. Zool. Jahrb., Abth. f. Systematik. Bd. 5. 1890.*
—, *Die cryptobranchiaten Dorididen. Zool. Jahrb., Abth. f. Systematik. Bd. 6. 1891.*
—, *Die Nudibranchiata holohepatica porostomata. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 42. 1892.*
—, *System der nudibranchiaten Gastropoden, in:* Semper, C., *Reisen im Archipel der Philippinen. Bd. 2. Heft 18. 1892.*
—, *Die Gruppe der Doridiiden. Mitth. d. zool. Stat. Neapel. Bd. 11. 1893.*
—, *Die Hedyliden, eine Familie der cladohepatischen Nudibranchien. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 45. 1895.*
—, *Beiträge zur Kenntniss der Strombiden, besonders der Gattung Terebellum. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 8. 1895.*
—, *Beitrag zur Kenntniss der Gattungen Narica und Onustus. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 46. 1896.*
—, *Beiträge zur Kenntniss der Coniden. Nova acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 65. 1896.*
—, *Die Pleurobranchiden, in:* Semper, C., *Reisen im Archipel der Philippinen. Bd. 7. 1897.*
*Ausserdem zahlreiche Monographien verschiedener Familien, Gattungen und Arten von Opisthobranchiaten in verschiedenen Zeitschriften.*
**Bernard, F.**, *Recherches sur Valvata piscinalis. Bull. scient. France et Belg. T. 22. 1890.*
**Boas, J. E. V.**, *Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes Morfologi og Systematik samt til Kundskaben om deres geografiske Udbredelse, in: Danske Vid. Selsk. Skr. (6). Bd. 4. 1886.*
—, *Zur Systematik und Biologie der Pteropoden. Zool. Jahrb. Bd. 1. 1886.*
**Boutan, L.**, *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. expér. (2). T. 3bis. 1886.*
—, *La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. Arch. Zool. expér. (3). T. 7. 1899.*
**Bouvier, E. L**, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat., Zool. (7). T. 3. 1887.*
—, *Quelques observations anatomiques sur les Mollusques gastéropodes. C. R. soc. biol. Paris. (9). T. 4. 1892.*
—, *Sur l'organisation des Amphiboles. Bull. soc. philomath. Paris. (8). T. 4. 1892.*
—, *Sur l'organisation des Actaeons. C. R. soc. biol. Paris. (9). T. 5. 1893.*
— *et* **Fischer, H.**, *Étude monographique des Pleurotomaires actuels. Arch. Zool. expér. (3). T. 6. 1898.*
**Buchner, O.**, *Die Asymmetrie der Gastropoden in ihren Beziehungen und Wirkungen auf die Lebensäusserungen der schalentragenden Schnecken. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemb., Jahrg. 48. 1892.*
**Bütschli, O.**, *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, speciell der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrb. Bd. 12. 1887 (1886).*
**Car, L.**, *Ueber den Mechanismus der Locomotion der Pulmonaten. Biol. Centralbl. Bd. 17. 1897.*
**Claparède, E.**, *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. Müller's Archiv. 1857.*
**Coutagne, G.**, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. Lyon 1895.*
**Cuénot, L.**, *Études physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. Arch. de biol. T. 12. 1892.*
**Fischer, H.**, *Recherches anatomiques sur un Mollusque nudibranche appartenant au genre Corambe. Bull. scient. France et Belg. T. 23. 1891.*
**Fischer, P.**, *et* **Bouvier, E. L.**, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves. Journ. de Conchyliologie. T. 32. 1892.*
**Garnault, P.**, *Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. Act. Soc. Linn. Bordeaux 1887.*
**Gegenbaur, C.**, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855.*
**Gibson, R. J. Harvey**, *Anatomy and physiology of Patella vulgata. Part 1. Anatomy. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 32. 1885.*
**Gilchrist, J. D. F.**, *Beiträge zur Kenntniss der Anordnung, Correlation und Function der Mantelorgane der Tectibranchiata. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 28. 1894.*
—, *The pallial complex of Dolabella. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 20. 1894.*
—, *On the torsion of the Molluscan body. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 20. 1895.*
**Goette, A.**, *Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 6. Jahresvers. zu Bonn. 1896.*
**Grobben, K.**, *Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung*

*und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 12. 1899.*

**Guiart, J.,** *Contribution à la phylogénie des Gastéropodes et en particulier des Opisthobranches d'après les dispositions du système nerveux. Bull. soc. zool. France. T. 24. 1899.*

**Haller, B.,** *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I. Studie. Morphol. Jahrb. Bd. 9. 1883. II. Studie. ibid. Bd. 11. 1886.*

—, *Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die Königl. ital. Corvette „Vettor Pisani". I. Morphol. Jahrb. Bd. 14. 1888. II. ibid. Bd. 16. 1890. III. ibid. Bd. 18. 1892. IV. ibid. Bd. 19. 1893.*

—, *Die Anatomie von Siphonaria gigas, Less., eines opisthobranchen Gasteropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 10. 1892.*

—, *Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken untereinander. Leipzig 1894.*

**Hecht, E.,** *Contribution à l'étude des Nudibranches. Mém. soc. zool. France. T. 8. 1896.*

**Henking, H.,** *Beiträge zur Kenntniss von Hydrobia ulvae Penn. und deren Brutpflege. Ber. natf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 8. 1894.*

**Huxley, Th.,** *On the morphology of the cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda etc. Philos. Transactions. 1853.*

**Jacobi, A.,** *Anatomische Untersuchungen an malayischen Landschnecken (Amphidromus chloris und A. interruptus). Arch. f. Naturg. Jahrg. 61. 1895.*

—, *Japanische beschalte Pulmonaten. Journ. of the coll. of Science Univ. Tokyo. Vol. 12. 1898.*

**Jhering, H. v.,** *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. scient. France et Belg. T. 23. 1891.*

—, *Zur Kenntniss der Sacoglossen. Nova acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 58. 1892.*

**Joyeux-Laffuie, J.,** *Organisation et développement de l'Oncidie (Oncidium celticum Cuv.). Arch. Zool. expér. T. 10. 1882.*

**Köhler, A.,** *Beiträge zur Anatomie der Gattung Siphonaria. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 7. 1893.*

**Koken, E.,** *Die Entwickelung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias. N. Jahrb. Mineral. Geol. Palaeont. 6. Beilage-Bd. 1889.*

**Lacaze-Duthiers, H. de,** *Histoire et monographie du Pleurobranche orangé. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 11. 1859.*

—, *Mémoire sur la Pourpre. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 12. 1859.*

*Siehe ferner Verschiedenes über diesen Gegenstand in Arch. Zool. expér. (3). T. 4. 1896 und (3). T. 6. 1898.*

—, *Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 12. 1859.*

—, *Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 13. 1860.*

—, *Histoire de la Testacelle. Arch. Zool. expér. (2). T. 5. 1888.*

**Lang, A.,** *Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. Jahrg. 36. 1891.*

—, *Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke (Helix pomatia). Festschr. Naturf. Ges. Zürich. 2. Theil. 1896.*

**Lenssen, J.,** *Système digestif et système génital de la Neritina fluviatilis. La Cellule. T. 16. 1899.*

—, *Anatomie de la Neritina fluviatilis. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.*

**Leydig, Fr.,** *Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 2. 1850.*

**Mazzarelli, G.,** *Ricerche sulla morfologia delle Oxynoeidae. Mem. soc. ital. scienze (3). T. 9. 1892.*

—, *Monografia delle Aplysiidae del golfo di Napoli. Mem. soc. ital. scienze (3). T. 9. 1893.*

—, *Ricerche sulle Peltidae del golfo di Napoli. Mem. R. acc. d. scienze Napoli. (2). Vol. 6. 1893.*

—, *Contributo alla conoscenza delle Tylodinidae, nuova famiglia del gruppo dei Molluschi Tectibranchi. Zool. Jahrb., Abth. f. Systematik. Bd. 10. 1897.*

—, *Note sulla morfologia dei Gasteropodi Tectibranchi. Biol. Centralbl. Bd. 19. 1899.*

**Milne Edwards, H.,** *Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes. Ann. scienc. nat., Zool. (3). T. 9. 1848.*

**Moore, J. E. S.,** *The Molluscs of the great African lakes. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 41. 1898.*

**Moquin-Tandon, G.,** *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée. Ann. scienc. nat., Zool. (5). T. 14. 1870.*

**Müller, H. und Gegenbaur, C.,** *Ueber Phyllirhoë bucephalum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 5. 1854.*

**Nalepa, A.**, *Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Classe. Bd. 87. 1883.*

**Nordmann, A. v.**, *Monographie des Tergipes Edwardsii. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg. T. 4. 1845.*

**Paneth, J.**, *Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1884.*

**Peck, J. I.**, *On the anatomy and histology of Cymbuliopsis calceola. Studies Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. 4. 1890.*

**Pelseneer, P.**, *Report on the Pteropoda collected by H. M. S. Challenger during etc. Pt. 1, 2, 3, in: Reports Challenger. Zoology. Pt. 58. 1887. Pt. 56. 1888. Pt. 65. 1888.*

—, *The cephalic appendages of the gymnosomatous Pteropoda, and especially of Clione. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.*

—, *Sur la dextrorsité de certains Gastropodes dits „sénestres". C. R. Acad. sc. Paris. T. 112. 1891.*

—, *A propos de l'asymétrie des Mollusques univalves. Journ. de Conchyliologie. T. 32. 1892.*

—, *Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. cour. et Mém. d. savants étrangers publ. p. l'Acad. Roy. de Belgique. T. 53. 1894.*

—, *Prosobranches aëriens et Pulmonés branchifères. Arch. de biol. T. 14. 1895.*

**Pfeiffer, W.**, *Anatomische und histologische Bemerkungen über Triboniophorus Graeffei Humbert. Sitzber. Ges. natf. Freunde. Berlin 1898.*

**Plate, L.**, *Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. 4. 1891.*

—, *II. Die Oncidiiden. ibid. Bd. 7. 1893.*

—, *Mittheilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. Sitzber. d. Kgl. preuss. Ak. d. Wiss. Berlin 1893 u. 1894.*

—, *Ueber den Habitus und die Kriechweise von Caecum auriculatum. Sitzber. Ges. natf. Freunde. Berlin 1896.*

—, *Ueber die Anatomie des Bulimus ovatus und des Bulimus proximus Sow. Sitzber. Ges. natf. Freunde. Berlin 1896.*

—, *Ueber primitive (Pythia scarabeus L.) und hochgradig differenzirte (Vaginula gayi Fischer) Lungenschnecken. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 7. Jahresvers. zu Kiel 1897.*

—, *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden (Janella schauinslandi n. sp. und Aneitella berghi n. sp.). Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. 11. 1898.*

**Prouho, H.**, *Observations sur les moeurs de l'Idalia elegans (Leuck.). Arch. Zool. expér. (3). T. 1. 1893.*

**Quatrefages, A. de**, *Mémoire sur les Gastéropodes phlébentérés. Ann. scienc. nat., Zool. (3). T. 1. 1844. T. 4. 1845 et T. 10. 1848.*

**Rang** et **Souleyet**, *Histoire naturelle des Mollusques Ptéropodes. Paris 1852.*

**Sarasin, P.** und **F.**, *Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. 1. Bd. Die Süsswasser-Mollusken von Celebes. Wiesbaden 1898. 2. Bd. Die Land-Mollusken von Celebes. Wiesbaden 1899. (Enthält u. a. Angaben über die Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Vaginuliden.)*

*Vorläufige Mittheilungen zu Bd. 1 in Zool. Anz. Jahrg. 20. 1897.*

**Schiemenz, P.**, *Wie bohrt Natica die Muscheln an? Mitth. d. zool. Stat. Neapel. Bd. 10. 1891.*

**Sharp, B.**, *Beiträge zur Anatomie von Ancylus fluviatilis (O. F. Müll.) und Ancylus lacustris (Geoffroy). Inaug.-Dissert. Würzburg 1883. (Proc. Ac. Philadelphia 1883).*

**Siegert, L.**, *Vorläufige Mittheilung über die anatomische Untersuchung einiger Vaginula-Arten. Zool. Anz. Jahrg. 20. 1897.*

**Simroth, H.**, *Ueber die Bewegung und das Bewegungsorgan des Cyclostoma elegans und der einheimischen Schnecken überhaupt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1881.*

—, *Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.*

—, *Ueber die Vaginuliden. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 1. Jahresvers. zu Leipzig 1891.*

—, *Ueber das Vaginulidengenus Atopos n. g. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52. 1891.*

—, *Die Gastropoden der Plankton-Expedition. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung 1895.*

—, *Ueber die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898.*

*Ausserdem zahlreiche Arbeiten über Pulmonaten in verschiedenen Zeitschriften, ferner zusammenfassende Uebersichten der neu erscheinenden Gastropoden-Litteratur im Zool. Centralblatt.*

**Thiele, J.**, *Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. 15. 1895.*

**Trinchese, S.**, *Materiali per la fauna maritima italiana. Aeolididae e famiglie affini. Atti accad. Lincei. (3). Mem. Vol. 11. 1883.*

**Trinchese, S.,** *Ricerche anatomiche sul Phyllobranchus Borgninii (Fr.). Mem. R. Acc. sc. Bologna. (5). T. 5. 1895.*

**Troschel, F. H.,** *Beiträge zur Kenntniss der Pteropoden. Arch. f. Naturg. Jahrg. 20. 1854.*

**Vayssière, A.,** *Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. Ann. scienc. nat., Zool. (6). T. 9. 1880.*

—, *Recherches anatomiques sur les genres Pelta (Runcina) et Tylodina. Ann. scienc. nat., Zool. (6). T. 15. 1883.*

—, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opisthobranches du golfe de Marseille. 1. partie Tectibranches. Ann. Mus. hist. nat. Marseille. T. 2. Mém. 3. 1885. 2. partie. Ibid. T. 3. Mém. 4. 1888.*

—, *Étude anatomique sur le Coleophysis (Utriculus) truncatula. Ann. fac. d. scienc. Marseille. T. III. 1893.*

—, *Étude sur l'organisation de l'Homalogyra. Ann. scienc. nat., Zool. (7). T. 19. 1895.*

—, *Monographie de la famille des Pleurobranchidés. Ann. scienc. nat., Zool. (8). T. 8. 1898.*

**Wagner, Nicolas.** *Die wirbellosen Thiere des weissen Meeres. Bd. 1. Leipzig. fol. 1885.*

**Wegmann, H.,** *Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. expér. (2). T. 2. 1884.*

—, *Notes sur l'organisation de la Patella vulgata L. Recueil Zool. Suisse. T. 4. 1887.*

**Wiegmann, Fr.,** *Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des indischen Archipels, in M. Weber, Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Bd. 3. 1893.*

—, *Landmollusken (Stylommatophoren), in W. Kükenthal, Zool. Forschungsreisen Mollukken. 2. Th. Bd. 2. (Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. 24). 1898.*

**Willcox, M. A.,** *Zur Anatomie von Acmaea fragilis. Jenaische. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 32. 1898.*

**Willem, V.,** *Prosobranches aériens et Pulmoné aquatique. Bull. Ac. R. Belgique. (4). T. 29. 1895.*

**Wissel, K. v.,** *Beiträge zur Anatomie der Gattung Oncidiella. Zool. Jahrb. Supplement 4. 1898.*

**Yung, E.,** *Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot (Helix pomatia). Mém. cour. et Mém. d. savants étrangers publ. p. l'Acad. Roy. de Belgique. T. 49. 1887.*

## Scaphopoda.

**Fol, H.,** *Sur l'anatomie microscopique du Dentale. 4 pl. Arch. Zool. expér. (2). T. 7. 1889.*

**Lacaze-Duthiers, H. de,** *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 6, 7 u. 8. 1856—1858.*

**Nasonow, N. W.,** *Zur Morphologie der Scaphopoden. Biol. Centralbl. Bd. 10. 1890.*

**Plate, L.,** *Bemerkungen zur Organisation der Dentalien. Zool. Anz. Jahrg. 11. 1888.*

—, *Ueber das Herz der Dentalien. Ibid. Jahrg. 14. 1891.*

—, *Ueber den Bau und die systematische Stellung der Solenoconchen. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 1. Jahresvers. zu Leipzig. 1891.*

—, *Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 5. 1892.*

**Sars, M.,** *Om Siphonodentalium vitreum etc. Christiana 1861.*

**Simroth, H.,** *Bemerkungen über die Morphologie der Scaphopoden. Zeitschr. f. Naturw. Halle. Bd. 67. 1894.*

*Siehe ferner Scaphopoda in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.*

## Lamellibranchia.

**Bernard, F.,** *Scioberetia australis, type nouveau de Lamellibranche. Bull. scient. France et Belg. T. 27. 1896.*

—, *Anatomie de Chlamydoconcha Orcutti Dall, Lamellibranche à coquille interne. Ann. scienc. nat., Zool. (8). T. 4. 1897.*

**Benk, St.,** *Zur Kenntniss des Baues der Niere und der Morphologie von Teredo L. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 11. 1899.*

**Dall, W. H.,** *A new classification of the Pelecypoda (Contributions to the tertiary fauna of Florida). Transact. Wagner free institute sc. Philadelphia. Vol. 3. 1895.*

**Drew, G. A.,** *Some observations on the habits, anatomy and embryology of members of the Protobranchia. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.*

—, *Yoldia limatula. Mem. biol. labor. Johns Hopkins univers. IV. 3. 1899.*

**Dubois, R.,** *Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle. Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, vision dermatoptique, photogénie. Avec une théorie générale des sensations. Ann. Univ. Lyon. T. 2. 1892.*

**Egger, E.**, *Jouannetia Cumingii Sow. Eine morphol. Untersuchung. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 8. 1887.*
**Garner, R.**, *On the anatomy of the lamellibranchiate Conchifera. Transact. of the Zool. Soc. London. Vol. 2. 1841.*
**Grobben, K.**, *Beiträge zur Kenntniss des Baues von Cuspidaria (Neaera) cuspidata Olivi, nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 10. 1892.*
—, *Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Tridacniden (Exped. S. M. Schiff Pola in das Rothe Meer.) Denkschr. k. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl. Bd. 65. 1898.*
**Jackson, R. T.**, *Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies. Mem. Boston soc. nat. hist. Vol. 4. 1890.*
**Kellogg, J. L.**, *A contribution to our knowledge of the morphology of Lamellibranchiate Molluscs. Bull. U. S. Fish Comm. Vol. 10. 1892.*
**Lacaze-Duthiers, H. de**, *Mémoire sur l'organisation de l'Anomie. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 2. 1854.*
—, *Morphologie des Acephales. 1. Mém. Anatomie de l'Arrosoir (Aspergillum dichotomum). Arch. Zool. expér. (2). T. 1. 1883.*
**Leydig, F.**, *Anatomie und Entwickelung von Cyclas. Müller's Archiv 1855.*
**Meyer, H. A.**, *und* **Moebius, K.**, *Fauna der Kieler Bucht. Leipzig 1865.*
**Neumayr, M.**, *Beiträge zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven. Aus den hinterlassenen Schriften herausg. und mit einem Vorwort versehen von E. Suess. Denkschr. k. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl. Bd. 58. 1891.*
**Pelseneer, P.**, *Report on the anatomy of the deep-sea Mollusca collected by H. M. S. Challenger. Rep. Challenger. Zool. Pt. 74. 1888.*
—, *Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. de biol. T. 11. 1891.*
**Plate, L.**, *Giebt es septibranchiate Muscheln? Sitzber. Ges. natf. Freunde. Berlin 1897.*
**Quatrefages, A. de**, *Mémoire sur le genre Taret (Teredo Lin.). Ann. scienc. nat., Zool. (3). T. 11. 1849.*
**Rice, E. L.**, *Die systematische Verwerthbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 31. 1897.*
**Simroth, H.**, *Die Acephalen der Plankton-Expedition. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung 1896.*
**Stempell, W.**, *Beiträge zur Kenntniss der Nuculiden. Zool. Jahrb. Supplement 4. 1898.*
—, *Zur Anatomie von Solemya togata Poli. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. 13. 1899.*
**Voeltzkow, A.**, *Entovalva mirabilis, eine schmarotzende Muschel aus dem Darm einer Holothurie. Zool. Jahrb., Abth. f. Systematik. Bd. 5. 1890.*
**Woodward, M. E.**, *On the anatomy of Ephippodonta Mac Dougalli. Proc. malacol. soc. London. Vol. 1. 1893.*

### Cephalopoda.

**Appellöf, A.**, *Japanska Cephalopoder. Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 21. 1886.*
—, *Teuthologische Beiträge. I—IV. Bergens Mus. Aarsber. f. 1889—1892.*
—, *Cephalopoden von Ternate. 1. Verzeichniss der von Prof. Kükenthal gesammelten Arten. 2. Untersuchungen über Jdiosepius, Sepiadarium und verwandte Formen, ein Beitrag zur Beleuchtung der Hectocotylisation und ihrer systematischen Bedeutung. Abh. d. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. 24. 1898.*
**Bourne, A. G.**, *The differences between the males and females of the pearly Nautilus. Nature. Vol. 28. 1883.*
**Brock, J.**, *Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der dibranchiaten Cephalopoden. Habilitschr. Erlangen 1879.*
—, *Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. 6. 1880.*
—, *Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.*
**Chiaje, St. delle**, *Memorie su' Cefalopodi. Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli 1829.*
**Férussac A. E.**, *et* **d'Orbigny, Alc.**, *Histoire naturelle générale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris 1835 - 1848.*
**Ficalbi, E.**, *Unicità di specie delle due forme di Cefalopodi pelagici chiamate „Chiroteuthis Veranyi" e „Doratopsis vermicularis". Monitore zool. ital. T. 10. 1899.*
**Fredericq, L.**, *Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (Octopus vulgaris). Arch. Zool. expér. T. 7. 1878.*
**Griffin, L. E.**, *Notes on the anatomy of Nautilus Pompilius. Zool. Bulletin. Vol. 1. 1897. (Enthält ein umfassendes Verzeichniss der über Nautilus publicirten Abhandlungen.)*
—, *Notes on the tentacles of Nautilus Pompilius. Johns Hopkins Univ. Circul. Vol. 18. 1898.*

**Grobben, K.**, *Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 7. 1886.*

**Haller, B.**, *Beiträge zur Kenntniss der Morphologie von Nautilus pompilius.* Semon, R., *Zool. Forschungsreis. in Australien. Bd. 5. 1895.*

**Haswell, W. A.**, *Note on certain points in the arrangement and structure of the tentaculiferous lobes in Nautilus pompilius. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. (2). Vol. 10. 1896.*

**Hoeven, J. van der**, *Beitrag zur Kenntniss von Nautilus. (Holländisch.) Amsterdam 1856. Ins Deutsche übersetzt in Arch. f. Naturg. Jahrg. 23. 1857.*

**Hoyle, W. E.**, *Report on the Cephalopoda collected by H. M. S. Challenger ect. Chall. Rep. Zool. Pt. 44. 1886.*

—, *Observations on the anatomy of a rare Cephalopod (Gonatus Fabricii). Proc. Zool. Soc. London. 1889.*

**Huxley, Th.**, and **Pelseneer, P.**, *Report on the specimen of the genus Spirula collected by H. M. S. Challenger. Chall. Rep. Zool. Pt. 83. Append. 1895. Auch in Bull. scient. France et Belg. T. 26. 1895.*

**Jatta, G.**, *I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli (Sistematica). Monografia. Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel. 23. Monogr. 1896. Bis jetzt ist nur der systematische Theil erschienen; dieser enthält ein umfassendes Litteraturverzeichniss.*

**Jhering, H. v.**, *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. 1880.*

**Ijima, J.**, and **Ikeda, S.**, *Description of Opisthoteuthis depressa n. sp. Journ. of the coll. of Science Univ. Tokyo. Vol. 8. 1895.*

**Joubin, L.**, *Zahlreiche Abhandlungen über Cephalopoden in verschiedenen französischen Zeitschriften. Siehe auch bei Integument.*

**Kerr, J. G.**, *On some points in the anatomy of Nautilus pompilius. Proc. Zool. Soc. London. 1895.*

**Lönnberg, E.**, *Notes on Spirula reticulata Owen and its phylogeny. Zool. Stud. Festskrift W. Lilljeborg. Upsala 1896.*

—, *On the Cephalopods collected by the Swedish expedition to Tierra del Fuego 1895—96. Svenska Exped. till Magellansländ. Bd. 2. 1898.*

**Müller, H.**, *Ueber das Männchen von Argonauta argo und die Hectocotylen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4. 1852.*

**Owen, R.**, *Memoir on the pearly Nautilus etc. London 1832.*

—, *Art. Cephalopoda. Todd's Cyclopaedia etc. Vol. 1. London 1836.*

—, *Description of some new and rare Cephalopoda. Transact. Zool. Soc. London. Vol. 2. 1841.*

—, *Supplementary observations on the anatomy of Spirula australis Lam. Ann. Mag. Nat. Hist. (5). Vol. 3. No. 13. 1879.*

**Vayssière, A.**, *Étude sur l'organisation du Nautile (caractères zoologiques, dimorphisme sexuel, tentacules et spadice). Ann. scienc. nat., Zool. (8). T. 2. 1896.*

**Verany, J. B.**, *Mollusques méditerranéens observés, décrits, figurés et chromolithographiés d'après le vivant. 1. Partie. Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes 1847—1851.*

—, *et* **Vogt, C.**, *Mémoire sur les Hectocotyles etc. Ann. scienc. nat., Zool. (3). T. 17. 1852.*

**Verrill, A. E.**, *The Opisthoteuthidae. A remarkable new form of deep sea Cephalopoda, with remarks on some points in Molluscan morphology. Americ. Journ. Science (Silliman) (4). Vol. 2. 1896.*

**Vigelius, W. J.**, *Untersuchungen an Thysanoteuthis rhombus Trosch. Ein Beitrag zur Anatomie der Cephalopoden. Mitth. d. zool. Stat. Neapel. Bd. 2. 1880.*

**Weiss, F. E.**, *On some oigopsid cuttle fishes. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 29. 1888.*

**Willem, V.**, *Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes. Bull. scient. France et Belg. T. 31. 1898.*

**Willey, A.**, *Letters from New Guinea on Nautilus and some other organisms. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 39. 1896.*

—, *Zoological observations in the South Pacific. ibid. (Handelt auch von Nautilus.)*

—, *The pre-ocular and post-ocular tentacles and osphradia of Nautilus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 40. 1897.*

—, *The adhesive tentacles of Nautilus, with some notes on its pericardium and spermatophores. ibid.*

## B. Schriften über einzelne Organe oder Organgruppen.

### Integument, Mantel, Schale, Mundlappen, Bindesubstanzen


*1844.* **Bowerbank, J. S.**, *On the structure of the shells of molluscous and conchiferous animals. Transact. Micr. Soc. Vol. 1.*

*1844.* **Carpenter, W. B.**, *On the microscopic structure of shells. Report Brit. Assoc. Adv. Sc. 13., 14. and 17. Meeting. 1843, 1844, 1847.*

*1846.* **Meckel, H.**, *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere. Müller's Archiv.*

*1878.* **Owen, R.**, *On the relative positions to their constructors of the chambered shells of Cephalopods. Proc. Zool. Soc. London.*

*1881.* **Zittel, K. A.**, *Handbuch der Paläontologie. 1. Abth. Paläozoologie. Bd. 2. Mollusca und Arthropoda. München und Leipzig 1881—1885.*

*1882.* **Tullberg, T.**, *Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl. Bd. 19.*

*1883.* **Blochmann, F.**, *Ueber die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia und verwandten Formen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38.*

*1883.* **Brock, J.**, *Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39.*

*1883.* **Girod, P.**, *Recherches sur la peau des Céphalopodes. Arch. Zool. expér. (2). T. 1.*

*1884.* **Ehrenbaum, E.**, *Untersuchungen über die Structur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41.*

*1885.* **Müller, Felix**, *Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zool. Beiträge von A. Schneider. Bd. 1.*

*1886.* **Thiele, J.**, *Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.*

*1888.* **Rawitz, B.**, *Der Mantelrand der Acephalen. 1. Theil. Ostreacea. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22. 1888. 2. Theil. Arcacea, Mytilacea, Unionacea. Ibid. Bd. 24. 1890. 3. Theil. Siphoniata. Epicuticulabildung. Allgemeine Betrachtungen. Ibid. Bd. 27. 1892.*

*1889.* **Steinmann, G.**, *Vorläufige Mittheilung über die Organisation der Ammoniten. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 4.*

*1890.* **Bernard, F.**, *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat., Zool. (7). T. 9.*

*1890.* **Steinmann, G.**, und **Döderlein, L.**, *Elemente der Paläontologie. Leipzig.*

*1891.* **Blumrich, J.**, *Das Integument der Chitonen. Mit einer Vorbemerkung von Prof. Hatschek. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52.*

*1891.* **Thiele, J.**, *Das Integument der Chitonen. Biol. Centralbl. Bd. 11.*

*1892.* **Joubin, L.**, *Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. Arch. Zool. expér. (2). T. 10.*

*1892.* **Moynier de Villepoix, R.**, *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'anat. et de la physiol. (Pouchet). Ann. 28.*

*1892.* **Phisalix, C.**, *Recherches physiologiques sur les chromatophores des Céphalopodes. Arch. Physiol. Paris. (5). T. 4.*

*1892.* —, *Structure et développement des chromatophores chez les Céphalopodes. Ibid.*

*1892.* **Thiele, J.**, *Beiträge zur Kenntniss der Mollusken. II. Ueber die Molluskenschale. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55.*

*1892.* **Woodward, B. B.**, *On the mode of growth and the structure of the shell in Velates conoideus, Lamk., and other Neritidae. Proc. Zool. Soc. London.*

*1893.* **Joubin, L.**, *Recherches sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode (Histioteuthis Rüppellii). Bull. soc. sc. et méd. Ouest. Rennes. T. 2. Ferner Note complémentaire ibid.*

*1893.* —, *Note sur une adaptation particulière de certains chromatophores chez un Céphalopode (Chiroteuthis Bomplandi). Bull. soc. zool. France. T. 18.*

*1893.* **Samassa, P.**, *Bemerkungen über die Chromatophoren der Cephalopoden. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg. (N. F.) Bd. 5.*

*1894.* **Appellöf, A.**, *Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Studien über den Bau und das Wachsthum. Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 25.*

*1894.* **Hoyle, W. E.**, *On the luminous organs of Cephalopoda. Report 63. Meeting Brit. Assoc. Adv. Sc. 1893.*

*1894.* **Joubin, L.**, *Nouvelles recherches sur l'appareil lumineux des Céphalopodes du genre Histioteuthis. Bull. soc. sc. et méd. Ouest. Rennes. T. 3.*

*1894.* **Phisalix, C.**, *Nouvelles recherches sur les chromatophores des Céphalopodes. Arch. Physiol. Paris. (5). T. 6.*

*1895.* **Joubin, L.**, *Note sur les appareils photogènes cutanes de deux Céphalopodes: Histiopsis atlantica et Abralia Oweni. Mém. soc. zool. France. T. 8.*
*1895.* **Léon, N.**, *Zur Histiologie des Dentalium-Mantels. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29.*
*1895.* **Zittel, K. A. v.**, *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). München und Leipzig.*
*1896.* **Joubin, L.**, *Notes sur divers Céphalopodes trouvés dans l'estomac d'un Cachalot. Bull. soc. sc. et méd. Ouest. Rennes. T. 5.*
*1896.* **Linden, Gräfin M. v.**, *Die Entwickelung der Sculptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.*
*1896.* **Tornquist, A.**, *Zusammenfassende Uebersichten über die neueren Arbeiten, welche die fossilen Cephalopoden betreffen, in Zool. Centralbl. Jhrg. 3 u. ff.*
*1897.* **Clessin, S.**, *Ueber den Einfluss der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken. Jahresh. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg. Jhrg. 53.*
*1897.* **Faussek, V.**, *Biologische Beobachtungen über Lamellibranchiaten. (Russisch.) I. Ueber die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus (siehe 1898). II. Die Autotomie der Siphone bei Solen und Solecurtus. Trav. soc. imp. natural. St. Pétersbourg. Vol. 28.*
*1897.* **Heath, H.**, *External features of young Cryptochiton. Proc. Ac. nat. sc. Philadelphia.*
*1897.* **Simroth, H.**, *Ein Vorschlag, die Bezeichnung „Conchiolin" durch „Conchin" zu ersetzen. Zool. Anz. Jhrg. 20.*
*1897.* **Thiele, J.**, *Beiträge zur Kenntniss der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62.*
*1898.* **Bernard, F.**, *Recherches ontogéniques et morphologiques sur la coquille des Lamellibranches. Ann. scienc. nat., Zool. (8). T. 8. Dieser Hauptarbeit gehen eine Reihe weiterer Publicationen über denselben Gegenstand in verschiedenen französischen Zeitschriften voran.*
*1898.* **Crick, G. Ch.**, *On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammonoidea). Transact. Linn. Soc. London. Zool. (2). Vol. 7.*
*1898.* **Faussek, V.**, *Ueber die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 65.*
*1898.* **Linden, Gräfin M. v.**, *Unabhängige Entwicklungsgleichheit (Homoeogenesis) bei Schneckengehäusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63 oder Biol. Centralbl. Bd. 18.*
*1898.* **Solger, B.**, *Zur Kenntniss der Chromatophoren der Cephalopoden und ihrer Adnexa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53.*
*1899.* **Appellöf, A.**, *Ueber das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden (Octopoden). Bergens Mus. Aarsber. f. 1898.*
*1899.* **Buchner, O.**, *Helix pomatia L. Revision ihrer Spielarten und Abnormitäten mit Hervorhebung württembergischer Vorkommnisse nebst Bemerkungen über falsche Anwendung des Begriffes „Varietät". Jahresh. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg. Jhrg. 55.*
*1899.* **List, Th.**, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 8.*
*1899.* **Paravicini, G.**, *Nota sulla rigenerazione della conchiglia di alcuni gasteropodi polmonati. Atti soc. ital. sc. nat. Vol. 38.*
*1899.* **Steinmann, G.**, *Ueber die Bildungsweise des dunklen Pigments bei den Mollusken nebst Bemerkungen über die Entstehung von Kalkkarbonat. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 11.*
*1899.* **Vest, W. v.**, *Ueber die Bildung und Entwicklung des Bivalven-Schlosses. Verh. u. Mitth. Siebenbürg. Ver. f. Naturw. Bd. 48.*

*Die Litteratur über die Cerata der Nudibranchia suche man bei Respirationsorgane, Circulationssystem.*

**Musculatur, Fuss, Fussdrüsen, Wasseraufnahme.**

*1856.* **Steenstrup, J.**, *Hectocotyldannelsen hos Octopodslaegterne Argonauta etc. K. Dansk. Vidensk. Selskabs Skrifter. Deutsche Uebersetzung in Arch. f. Naturg. Jhrg. 22. Bd. 1.*
*1879.* **Carrière, J.**, *Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 5.*
*1882.* —, *Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefässsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21.*
*1884.* **Houssay, F.**, *Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. Arch. Zool. expér. (2). T. 2.*
*1884.* **Schiemenz, P.**, *Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschliesslich Pteropoden). Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. 5. 1884. 2. Theil. Ibid. Bd. 7. 1887. Hier auch die ganze übrige Litteratur.*

1885. **Barrois, Th.**, *Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Lille.*

1885. **Fleischmann, A.**, *Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.*

1887. **Grobben, C.**, *Zur Morphologie des Fusses der Heteropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 7.*

1887. **List, J. H.**, *Zur Kenntniss der Drüsen im Fusse von Tethys fimbriata L., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45.*

1887. **Rawitz, B.**, *Die Fussdrüse der Opisthobranchier. Abh. Kgl. Ak. Wiss. Berlin.*

1888. **Kalide, G.**, *Beitrag zur Kenntniss der Musculatur der Heteropoden und Pteropoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie des Molluskenfusses. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.*

1888. **Pelseneer, P.**, *Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Arch. de biol. T. 8.*

1888. —, *Sur l'épipodium des Mollusques. 1. note. Bull. scient. France et Belg. T. 19. 1888. 2. note ibid. T. 22. 1890. 3. note ibid. T. 23. 1891.*

1888. **Reichel, L.**, *Ueber die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten. Zool. Beiträge von A. Schneider. Bd. 2.*

1892. **Ballowitz, E.**, *Ueber den feineren Bau der Muskelsubstanzen. 1. Die Muskelfaser der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39.*

1892. **Knoll, Ph.**, *Ueber protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. Bd. 58.*

1892. —, *Zur Lehre von den doppelt schräggestreiften Muskelfasern. Sitzber. Kais. Ak. Wiss. Wien. Math.-naturw. Classe. Bd. 101.*

1892. **Thiele, J.**, *Beiträge zur Kenntniss der Mollusken. I. Das Epipodium. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53.*

1892. —, *Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier. Verh. Deutsch. zool. Ges. 2. Jahresvers. zu Berlin.*

1892. **Wackwitz, J.**, *Beiträge zur Histologie der Mollusken-Musculatur, speciell der Heteropoden und Pteropoden. Zool. Beiträge von A. Schneider. Bd. 3.*

1893. **Jatta, G.**, *Sopra l'organo dell' imbuto nei Cefalopodi. Boll. soc. natur. Napoli. Vol. 7.*

1894. **André, E.**, *Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. Revue Suisse Zool. T. 2.*

1894. **Sampson, L.**, *Die Musculatur von Chiton. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 28. Ausführlicher in Journ. of Morphol. Vol. 11. 1895.*

1895. **Boutan, L.**, *Recherches sur le byssus des Lamellibranches. Arch. Zool. expér. (3). T. 3.*

1895. **Georgévitch, J.**, *Recherches sur les glandes du pied des Lamellibranches. Genève.*

1897. **Boutan, L.**, *L'organe glandulaire périphérique de l'Helcion pellucidum (Lin.). Arch. Zool. expér. (3). T. 5.*

1897. **Thiele, J.**, *Beiträge zur Kenntniss der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62.*

1898. **Rawitz, B.**, *Die Fussdrüse von Gasteropteron Meckelii Kosse. Internat. Monatsschrift f. Anat. und Physiol. Bd. 15.*

1899. **Künkel, K.**, *Die Wasseraufnahme bei Nacktschnecken. Zool. Anz. Jhrg. 22.*

### Nervensystem.

1854. **Duvernoy, G. L.**, *Mémoires sur le système nerveux des Mollusques acéphales. Mém. Acad. scienc. Paris. T. 24.*

1866. **Chéron, J.**, *Recherches sur le système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. scienc. nat., Zool. (5) T. 5.*

1872. **Lacaze-Duthiers, H. de**, *Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques. Arch. Zool. expér. T. 1.*

1877. **Jhering, H. v.**, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.*

1880. **Simroth, H.**, *Das Fussnervensystem der Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.*

1881. **Spengel, J. W.**, *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.*

1882. **Haller, B.**, *Zur Kenntniss der Muriciden. Eine vergl.-anat. Studie. I. Theil. Anatomie des Nervensystems. Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. Bd. 45.*

1882. **Simroth, H.**, *Ueber das Nervensystem und die Bewegung der deutschen Binnenschnecken. Progr. d. Realschule 2. Ordnung Leipzig. No. 503.*

*1883.* **Böhmig, L.,** *Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden. Inaug.-Diss. Leipzig.*

*1885.* **Haller, B.,** *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. II. Textur des Centralnervensystems und seiner Hüllen. Morphol. Jahrb. Bd. 11.*

*1886.* **Bütschli, O.,** *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrb. Bd. 12.*

*1886.* **Drost, K.,** *Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule) etc. Morphol. Jahrb. Bd. 12.*

*1887.* **Bouvier, E. L.,** *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat., Zool. (7) T. 3.*

*1887.* **Pelseneer, P.,** *Recherches sur le système nerveux des Ptéropodes. Arch. de biol. T. 7.*

*1887.* **Rawitz, B.,** *Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 20.*

*1888.* **Pelseneer, P.,** *Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Arch. de biol. T. 8.*

*1889.* **Boutan, L.,** *Contribution à l'étude de la masse nerveuse ventrale (cordons palléo-viscéraux) et de la collerette de la Fissurelle. Arch. Zool. expér. (2) T. 6.*

*1889.* **Brock, J.,** *Zur Neurologie der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48.*

*1890.* **Henchman, A. P.,** *The origin and development of the central nervous system in Limax maximus. Bull. Mus. comp. zool. Cambridge. Vol. 20.*

*1891.* **Bouvier, E. L.,** *Observations complémentaires sur le système nerveux et les affinités zoologiques des Gastéropodes du genre Porcelaine (Cypraea). Ann. scienc. nat., Zool. (7) T. 12.*

*1891.* **Schmidt, F.,** *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwickelung des Nervensystems. Inaug.-Diss. Dorpat.*

*1892.* **Bouvier, E. L.,** *Le système nerveux des Néritidés. Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 114.*

*1892.* **Pelseneer, P.,** *Le système nerveux streptoneure des Hétéropodes. Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 114.*

*1892.* **Retzius, G.,** *Das sensible Nervensystem der Mollusken. Biol. Untersuchungen. N. F. IV.*

*1892.* **Uexküll, J. v.,** *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. I.—IV. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 28, 30, 31. 1892—1895.*

*1893.* **Boutan, L.,** *Mémoire sur le système nerveux de la Nerita polita et de la Navicella porcellana. Arch. Zool. expér. (3) T. 1.*

*1894.* **Nabias, B. de,** *Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes (pulmonés). Act. soc. Linn. Bordeaux. T. 47.*

*1894.* **Samassa, P.,** *Ueber die Nerven des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 7.*

*1894.* **Toureng,** *Sur le système nerveux du Dreissensia polymorpha. Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 118.*

*1895.* **Babor, J. F.,** *Ueber das Centralnervensystem von Dreissensia polymorpha. Sitzber. K. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Cl. Bd. 48.*

*1896.* **Freidenfelt, T.,** *Untersuchungen zur Neurologie der Acephalen. I. Ueber das Nervensystem des Mantels von Mactra elliptica. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 9.*

*1896.* **Garstang, W.,** *The morphology of Mollusca. Science Progress. Vol. 5.*

*1897.* **Freidenfelt, T.,** *Das centrale Nervensystem von Anodonta. Biol. Centralbl. Bd. 17.*

*1897.* **Gilchrist, J.,** *Notes on the minute structure of the nervous system of Mollusca. Journ. Linn. Soc. London. Vol. 26.*

*1898.* **Lacaze-Duthiers, H. de,** *Les ganglions dits palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastéropodes. Arch. Zool. expér. (3) T. 6.*

*1899.* **Guiart, J.,** *Les origines du système nerveux dans les Gastéropodes. Bull. soc. zool. France. T. 24.*

**Sinnesorgane.**

*1865.* **Hensen, V.,** *Ueber das Auge einiger Cephalophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15.*

*1867.* **Owsjannikow, Ph.,** und **Kowalevsky, A.,** *Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. Ac. imp. sc. St. Pétersbourg. (7) T. 11.*

*1870.* **Flemming, W.,** *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6.*

*1871.* **Leydig, F.**, *Ueber das Gehörorgan der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7.*

*1872.* **Lacaze-Duthiers, H. de**, *Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes). Arch. Zool. expér. T. 1.*

*1875.* **Claus, C.**, *Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12.*

*1877.* **Semper, C.**, *Ueber Sehorgane vom Typus der Wirbelthieraugen. Wiesbaden. Auch Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14.*

*1880.* **Sochaczewer, D.**, *Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.*

*1881.* **Fraisse, P.**, *Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.*

*1883.* **Lankester, E. Ray**, and **Bourne, A. G.**, *On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the pearly Nautilus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23.*

*1883.* **Sarasin, P. B.**, *Ueber drei Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 6.*

*1884.* **Grenacher, H.**, *Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden, in: Abhandl. naturf. Gesellsch. z. Halle. Bd. 16. 1884. II. Das Auge der Heteropoden. Ibid. Bd. 17. 1886.*

*1884.* **Sharp, B.**, *On the visual organs in Lamellibranchiata. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 5.*

*1885.* **Carrière, J.**, *Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig.*

*1885.* **Hilger, C.**, *Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges. Morphol. Jahrb. Bd. 10.*

*1885.* **Moseley, H. N.**, *On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae and on the structure of these organs. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25.*

*1886.* **Bütschli, O.**, *Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Festschr. 500-jähr. Bestand Ruperto-Carola v. Nat.-Med. Ver. Heidelberg. Nat. Theil.*

*1886.* **Patten, W.**, *Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 6.*

*1888.* **Brock, J.**, *Ueber die sogenannten Augen von Tridacna und das Vorkommen von Pseudochlorophyllkörpern im Gefässsystem der Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.*

*1888.* **Rawitz, B.**, *Der Mantelrand der Acephalen. Siehe oben unter Integument.*

*1889.* **Carrière, J.**, *Ueber Molluskenaugen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33.*

*1889.* **Tenison-Woods, J. E.**, *On the anatomy and life history of Mollusca peculiar to Australia. Proceed. R. Soc. N. S. Wales. Vol. 22. Schalenaugen bei Gastropoden.*

*1889.* **Thiele, J.**, *Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48.*

*1890.* **Bernard, F.**, *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat., Zool. (7) T. 9. Enthält eine Untersuchung des Gastropodenosphradiums.*

*1891.* **Pelseneer, P.**, *Sur l'oeil de quelques Mollusques gastropodes. Ann. soc. belge Micr. T. 16, und Les organes des sens chez les Mollusques. Ibid. und Bull. soc. belge Micr. Ann. 17.*

*1891.* **Rawitz, B.**, *Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth.*

*1892.* **Willem, V.**, *Contributions à l'étude physiologique des organes des sens chez les Mollusques. I—III. Arch. de biol. T. 12.*

*1893.* **Pelseneer, P.**, *Sur la fonction de l'osphradium des Mollusques. Proc.-verb. soc. R. malac. Belge. T. 22.*

*1893.* **Thiele, J.**, *Ueber die Kiemensinnesorgane der Patelliden. Zool. Anz. Jhrg. 16.*

*1894.* **Kishinouye, K.**, *Note on the eyes of Cardium muticum Reeve. Journ. Coll. sc. Tokyo. Vol. 6.*

*1894.* **Lenhossék, M. v.**, *Zur Kenntniss der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.*

*1894.* **Nagel, W.**, *Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln. Biol. Centralbl. Bd. 14.*

*1894.* —, *Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Biblioth. zool. (Leuckart und Chun). Heft 18. Autoreferat im Biol. Centralbl. Bd. 14.*

*1895.* **Grenacher, H.**, *Ueber die Retina der Cephalopoden. Zool. Anz. Jhrg. 18.*

*1895.* **Kopsch, F.**, *Das Augenganglion der Cephalopoden. Anat. Anz. Bd. 11.*

*1895.* **Mazzarelli, G.**, *Ricerche intorno al così detto „apparato olfattorio“ delle Bulle. Ric. labor. anat. norm. Roma. Vol. 4.*

*1896.* **Lenhossék, M. v.**, *Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47.*

*1896.* **Schreiner, E. K.**, *Die Augen bei Pecten und Lima. Bergens museums Aarbog 1896.*

*1897.* **Beer, Th.,** *Die Accommodation des Cephalopodenauges. Pflüger's Archiv f. d. g. Phys. Bd. 67.*
*1898.* **Germain, L.,** *Essai sur les organes des sens chez quelques Mollusques terrestres. Bull. soc. étud. scient. Angers (N. S.) T. 27. (Extr. Feuille des jeun. natural. Ann. 29. No. 337.)*
*1899.* **Kopsch, F.,** *Mittheilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 16.*
*1899.* **Pelseneer, P.,** *Les yeux céphaliques chez les Lamellibranches. Arch. de biol. T. 16.*
*1899.* **Smidt, H.,** *Die Sinneszellen der Mundhöhle von Helix. Anat. Anz. Bd. 16.*
*1899.* **Solger, B.,** *Zur Kenntniss des Gehörorgans von Pterotrachea. Schrift. naturf. Ges. Danzig. Bd. 10.*

### Darm, Tintenbeutel.

*1856.* **Troschel, F. H.,** *Das Gebiss der Schnecken. 1856—1893. Fortgesetzt von J. Thiele.*
*1858.* **Semper, C.,** *Zum feineren Baue der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 9.*
*1860.* **Macdonald, J. D.,** *General classification of the Gasteropoda. Transact. Linn. Soc. London. Vol. 23.*
*1869.* **Pancerl, P.,** *Gli organi e la secrezione dell' acido solforico nei Gasteropodi con un appendice etc. Atti della R. Accad. d. sc. fis. Napoli. T. 4.*
*1875.* **Gartenauer, H. M.,** *Ueber den Darmkanal einiger einheimischer Gasteropoden. Inaug.-Diss. Strassburg.*
*1879.* **Geddes, P.,** *On the mechanism of the odontophore in certain Mollusca. Transact. Zool. Soc. London. Vol. 10.*
*1881.* **Vigelius, W. J.,** *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das sogenannte Pankreas der Cephalopoden. Verhandl. K. Akad. Wetensch. Amsterdam. Deel 22.*
*1882.* **Girod, P.,** *Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Arch. Zool. expér. T. 10.*
*1883.* **Barfurth, D.,** *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22.*
*1885.* **Bourquelot, Em.,** *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Mollusques céphalopodes. Arch. Zool. expér. (2) T. 3.*
*1885.* **Rössler, R.,** *Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41.*
*1886.* **Frenzel, J.,** *Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. I. Allgemeine Morphologie und Physiologie des Drüsenepithels, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 48. Ausz. in Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25. II. Theil. 1. Hälfte. Specielle Morphologie des Drüsenepithels der Lamellibranchiaten, Prosobranchiaten und Opisthobranchiaten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 60. 1893.*
*1889.* **Barrois, Th.,** *Le stylet crystallin des Lamellibranches. Revue biol. du Nord de la France. Ann. 1889 et 1890.*
*1889.* **Semon, R.,** *Ueber den Zweck der Ausscheidung von freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. Biol. Centralbl. Bd. 9.*
*1892.* **Fischer, H.,** *Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. Bull. scient. France et Belg. T. 24.*
*1892.* **Rawitz, B.,** *Ueber den feineren Bau der Speicheldrüsen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39.*
*1893.* **Loisel, G.,** *Les cartilages linguaux des Mollusques (structure et développement histogénique). Journ. anat. et physiol. (Pouchet). Ann. 29.*
*1893.* **Oswald, A.,** *Der Rüsselapparat der Prosobranchier. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 28.*
*1893.* **Sterki, V.,** *Growth changes of the radula in Land-Molluscs. Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia.*
*1895.* **Babor, J. F.,** *Ueber die wahre Bedeutung des sogenannten Semper'schen Organs der Stylommatophoren. Sitzber. K. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Cl.*
*1896.* **Bloch, J.,** *Die embryonale Entwickelung der Radula von Paludina vivipara. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 30.*
*1896.* **Paravicini, G.,** *Ricerche anatomiche ed istologiche sul bulbo faringeo dell' Helix pomatia. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino. Vol. 11.*
*1897.* **Krause, R.,** *Ueber Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden. Sitzber. K. Akad. Wiss. Berlin.*

1898. **Amaudrut, A.,** *La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat., Zool. (8). T. 7.*
*Ferner zahlreiche kleinere Abhandlungen über den Vorderdarm der Prosobranchier in Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 121—126. 1895—1898.*
1898. **Biedermann, W.,** *und* **Moritz, P.,** *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. II. Ueber ein Cellulose lösendes Enzym im Lebersecret der Schnecke (Helix pomatia). Pflüger's Arch. f. d. g. Physiol. Bd. 73. 1898. III. Ueber die Function der sog. „Leber" der Mollusken. Ibid. Bd. 75. 1899.*
1898. **Schönlein, K.,** *Ueber Säuresecretion bei Schnecken etc. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 36.*

**Respirationsorgane, Circulationssystem.**

1817. **Bojanus, L.,** *Ueber die Athem- und Kreislaufswerkzeuge der zweischaligen Muscheln. Isis. 1817, 1820, 1827.*
1855. **Langer, C.,** *Ueber das Gefässsystem der Teichmuschel. Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. Bd. 8 u. 12. 1855 u. 1856.*
1875. **Posner, C.,** *Ueber den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.*
1877. **Peck, R. H.,** *The minute structure of the gills of lamellibranch Mollusca. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 17.*
1881. **Mitsukuri, K.,** *On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate gills. Quart. Jour. Micr. Sc. Vol. 21.*
1884. **Osborn, H. L.,** *Of the gill in some forms of prosobranchiate Mollusca. Stud. biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. 3.*
1885. **Joubin, L.,** *Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. Arch. Zool. expér. (2). T. 3.*
1890. **Bernard, F.,** *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat., Zool. (7). T. 9.*
1890. **Herdman, W. A.,** *On the structure and functions of the cerata or dorsal papillae in some nudibranchiate Mollusca. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 31.*
1890. **Ménégaux, A.,** *Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Besançon.*
1891. **Cuénot, L.,** *Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. partie. Invertébrés. Arch. Zool. expér. (2). T. 9.*
1891. **Grobben, C.,** *Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 9.*
1892. **Herdman, W. A.,** *and* **Clubb, J. A.,** *On the innervation of the cerata of some Nudibranchiata. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 33.*
1893. **Davenport, C. B.,** *Studies in morphogenesis. I. On the development of the cerata in Aeolis. Bull. Mus. comp. zool. Cambridge Vol. 24.*
1893. **Girod, P.,** *Recherches sur la circulation bojanienne de l'Escargot (Helix pomatia L.). Congrès internat. Zool. Moscou.*
1893. **Janssens, F.,** *Les branchies des Acéphales. La Cellule. T. 9.*
1893. **Lankester, E. Ray,** *Note on the coelom and vascular system of Mollusca and Arthropoda. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 34.*
1893. **Schönlein, K.,** *Ueber das Herz von Aplysia limacina. Zeitschr. f. Biol. Bd. 30.*
1894. **Toureng,** *Sur l'appareil circulatoire du Dreissensia polymorpha. Compt. rend. Acad. sc. Paris. T. 118.*
1895. **Clubb, J. A.,** *Notes on some points in the structure of the cerata of Dendronotus arborescens. Transact. Liverpool biol. Soc. Vol. 9.*
1895. **Fuchs, S.,** *Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. Pflüger's Arch. f. d. g. Physiol. Bd. 60.*
1895. **Pelseneer, P.,** *Prosobranches aëriens et Pulmonés branchifères. Arch. de biol. T. 14.*
1895. **Willem, V.,** *Prosobranches aëriens et Pulmoné aquatique. Bull. Acad. R. Belgique. (3). T. 29.*
1896. —, *Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur leur croissance. Bull. Acad. R. Belgique. (3). T. 32.*
1897. **Plate, L.,** *Giebt es septibranchiate Muscheln? Sitzber. Ges. naturf. Fr. Berlin.*
1897. **Rice, E. L.,** *Die systematische Verwerthbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 31.*
1898. **Bergh, R. S.,** *Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anat. Hefte. (Merkel u. Bonnet.) Abth. 1. Bd. 10.*
*Ueber Gefässwandungen bei Mollusken.*

*1898.* **Sarasin, P. und F.,** *Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. 1. Bd. Die Süsswassermollusken von Celebes. Wiesbaden.*
*Ueber kiementragende Pulmonaten.*
*1899.* **Dubois, R.,** *Contribution à l'étude du rythme cardiaque chez les Mollusques lamellibranches. Ann. soc. Linn. Lyon. N. S. T. 45.*
*1899.* **Willem, V.,** *Recherches expérimentales sur la circulation sanguine chez l'Anodonte. Mém. cour. et Mém. d. savants étrangers publ. p. l'Acad. R. Belgique. T. 57.*

#### Secundäre Leibeshöhle, Nephridien, Geschlechtsorgane.

*1855.* **Schmidt, A.,** *Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren etc. Abh. des Nat. Vereins f. Sachsen u. Thüringen. Bd. 1.*
*1863.* **Baudelot, E.,** *Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 19.*
*1864.* **Hancock, A.,** *On the structure and homologies of the renal organ in the Nudibranchiate Mollusca. Transact. Linn. Soc. London. Vol. 24.*
*1866.* **Stepanoff, P.,** *Ueber Geschlechtsorgane und Entwickelung von Ancylus fluviatilis. Mém. Ac. imp. St. Pétersbourg. (7). T. 10.*
*1869.* **Eisig, H.,** *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnaeus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19.*
*1874.* **Lankester, E. Ray,** *Observations on the development of the Pond-snail (Lymnaeus stagnalis), and on the early stages of other Mollusca. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 14.*
*1878.* **Brock, J.,** *Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 32.*
*1879.* **Nüsslin, O.,** *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift (Carlsruhe). Tübingen.*
*1879.* **Vigelius, W. J.,** *Bijdrage tot de Kennis van het excretorisch Systeem der Cephalopoden. Acad. Proefschrift. Leiden.*
*1880.* **Owen, R.,** *On the external and structural characters of the male Spirula australis. Proc. Zool. Soc. London.*
*1880.* **Vigelius, W. J.,** *Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. 5.*
*1881.* **Lankester, E. Ray,** *On the originally bilateral character of the renal organs of Prosobranchia and on the homologies of the yolk-sac of Cephalopoda. Ann. Mag. Nat. Hist. (5). Vol. 7.*
*1882.* **Kollmann, J.,** *Ueber Verbindungen zwischen Cölom und Nephridium. Baseler Festschrift zum Würzburger Jubiläum.*
*1883.* **Cunningham, J. T.,** *The renal organs (nephridia) of Patella. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23.*
*1883.* —, *Note on the structure and relations of the kidney in Aplysia. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 4.*
*1883.* **Hoek, P. P. C.,** *Les organes de la génération de l'huitre. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. Suppl. D. 1.*
*1883.* **Lankester, E. Ray, and Bourne, A.,** *On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the pearly Nautilus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23.*
*1884.* **Grobben, C.,** *Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 5.*
*1884.* **Jhering, H. v.,** *Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41.*
*1885.* **Haddon, A. C.,** *On the generative and urinary ducts in Chiton. Proceed. Roy. Dublin Soc. (2). Vol. 4.*
*1885.* **Haller, B.,** *Beiträge zur Kenntniss der Niere der Prosobranchier. Morphol. Jahrb. Bd. 11.*
*1885.* **Rouzaud, H.,** *Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Montpellier.*
*1886.* **Brock, J.,** *Die Entwickelung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwickelung einiger anderer Organsysteme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.*
*1888.* **Garnault, P.,** *Recherches sur la structure et le développement de l'oeuf et de son follicule chez les Chitonides. Arch. Zool. expér. (2). T. 6.*
*1888.* **Grobben, C.,** *Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie dieser Molluskenklasse. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 7.*
*1888.* **Klotz, J.,** *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 23.*

1889. **Behme, Th.**, *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken.* Arch. f. Naturg. Jahrg. 55.

1889. **Kowalevsky, A.**, *Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane.* Biol. Centralbl. Bd. 9.

1889. **Mazzarelli, G. F.**, *Intorno all' anatomia dell' apparato riproduttore delle Aplysiae del golfo di Napoli.* Zool. Anz. Jahrg. 12.

1890. **Grobben, C.**, *Die Pericardialdrüse der Gasteropoden.* Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 9.

1890. **Perrier, R.**, *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches.* Ann. scienc. nat., Zool. (7). T. 8.

1890. **Rankin, W. M.**, *Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel (Anodonta cygnea Lam.).* Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24.

1891. **Mazzarelli, G.**, *Intorno all' apparato riproduttore di alcuni Tectibranchi (Pleurobranchaea, Oscanius, Acera).* Zool. Anz. Jahrg. 14.

1892. **Cuénot, L.**, *Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés.* Arch. de biol. T. 12.

1892. **Erlanger, R. v.**, *On the paired nephridia of Prosobranchs, the homologies of the only remaining nephridium of most Prosobranchs, and the relations of the nephridia to the gonad and genital duct.* Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 33.

1892. **Jhering, H. v.**, *Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 54.

1892. **Schuberth, O.**, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparates von Helix mit besonderer Berücksichtigung der Systematik.* Arch. f. Naturg. Jahrg. 58.

1893. **Pelseneer, P.**, *Les appareils excréteur et reproducteur de Elysia.* Zool. Anz. Jahrg. 16.

1894. **Babor, J. F.**, *Ueber den Cyclus der Geschlechtsentwickelung der Stylommatophoren.* Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 4. Jahresvers. zu München.

1894. **Girod, P.**, *Observations physiologiques sur le rein de l'Escargot (Helix pomatia L.).* Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 118.

1894. **Haller, B.**, *Betrachtungen über die Nieren von Oncidium celticum Cuvier.* Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 5.

1894. **Knower, H. Mc E.**, *Pteropods with two separate sexual openings.* Johns Hopkins Univ. Circul. Vol. 13 oder Ann. Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 13.

1894. **Racovitza, E.**, *Notes de biologie. I. Accouplement et fécondation chez l'Octopus vulgaris. III. Moeurs et fécondation de la Rossia macrosoma.* Arch. Zool. expér. (3). T. 2.

1894. **Simroth, H.**, *Ueber die Niere der Pulmonaten. Aus C. Semper's Nachlasse herausg. und ergänzt. In C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen.* Wiss. Result. Bd. 3. Landmollusken. Ergänzungsheft.

1895. **Goodrich, E. S.**, *On the coelom, genital ducts and nephridia.* Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 37.

1895. **Pelseneer, P.**, *L'hermaphroditisme chez les Mollusques.* Arch. de biol. T. 14.

1896. **Auerbach, L.**, *Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara.* Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 30.

1896. **Gemmill, J. F.**, *On some cases of hermaphroditism in the Limpet (Patella), with observations regarding the influence of nutrition on sex in the Limpet.* Anat. Anz. Bd. 12.

1896. **Gilson, G.**, *The female organs of Neritina fluviatilis.* Proc. malac. Soc. London. Vol. 2.

1896. **Mazzarelli, G.**, *Intorno al rene secondario delle larve degli Opistobranchi.* Boll. soc. natur. Napoli. Vol. 9.

1896. **Pelseneer, P.**, *Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques.* Zool. Anz. Jahrg. 19.

1897. **Erlanger, R. v.**, *Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara.* Anat. Anz. Bd. 14.

1897. **Hecht, E.**, *Sur la multiplicité des canaux réno-pericardiques chez Elysia viridis.* Bull. soc. zool. France. T. 22.

1897. **Plate, L.**, *Ueber primitive (Pythia scarabeus L.) und hochgradig differenzirte (Vaginula gayi Fischer) Lungenschnecken.* Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 7. Jahresvers. zu Kiel.
*Geschlechtsorgane der Auriculiden.*

1898. **Goodrich, E. S.**, *On the reno-pericardial canals in Patella.* Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 41.

1898. **Ziegler, H. E.**, *Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage.* Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 8. Jahresvers. zu Heidelberg.

1899. **Beuk, St.**, *Zur Kenntniss des Baues der Niere und der Morphologie von Teredo L. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 11.*

1899. **Cuénot, L.**, *L'excrétion chez les Mollusques. Arch. de biol. T. 16.*

1899. **Lacaze-Duthiers, H. de**, *Des organes de la reproduction de l'Ancylus fluviatilis. Arch. Zool. expér. (3). T. 7.*

#### Parasitische Schnecken.

1852. **Müller, Johannes**, *Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin.*

1864. **Baur, A.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta. III. Die Eingeweideschnecke in der Leibeshöhle der Synapta digitata, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. 31.*

1887. **Sarasin, P.** und **F.**, *Ueber zwei parasitische Schnecken. Erg. Forsch. Ceylon 1884—1886. Bd. 1.*

1888. **Voigt, W.**, *Entocolax Ludwigii, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47.*

1889. **Braun, M.**, *Zusammenfassender Bericht im Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde. Bd. 5.*

1889. **Schiemenz, P.**, *Parasitische Schnecken. Kritisches Referat. Biol. Centralbl. Bd. 9.*

1897. **Kükenthal, W.**, *Parasitische Schnecken. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. 24.*

1897. **Ludwig, H.**, *Eine neue Schlauchschnecke aus der Leibeshöhle einer antarctischen Chiridota. Zool. Anz. Jahrg. 20.*

#### Ontogenie.

1875. **Lankester, E. Ray**, *On the developmental history of the Mollusca. Philos. Transact. London.*

1880. **Balfour, F. M.**, *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Ins Deutsche übersetzt von B. Vetter. Jena 1880—1881. 2 Bde.*

1893. **Korschelt, E.**, und **Heider, K.**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. Heft 3. Jena.*

1894. **Roule, L.**, *L'embryologie comparée. Paris.*

a) Amphineura.

1883. **Kowalevsky, A.**, *Embryogénie du Chiton Polii (Philippi) avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons. Ann. Mus. hist. nat. Marseille T. 1. No. 5.*

1890. **Pruvot, G.**, *Sur le développement d'un Solénogastre. Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 111.*

1892. —, *Sur l'embryogénie d'une Proneomenia. Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 114.*

1893. **Metcalf, M. M.**, *Contributions to the embryology of Chiton. Stud. biol. laborat. Johns Hopkins Univ. Vol. 5.*

1899. **Heath, H.**, *The development of Ischnochiton. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. 12.*

b) Gastropoda.

1860. **Krohn, A.**, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig.*

1872. **Salensky, W.**, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Prosobranchien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22.*

1875. **Fol, H.**, *Études sur le développement des Mollusques. I. Sur le développement des Ptéropodes. Arch. Zool. expér. T. 4. 1875. II. Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Ibid. T. 5. 1876. III. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Ibid. T. 8. 1879/80.*

1875. **Rabl, C.**, *Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 9.*

1877. **Bobretzky, N.**, *Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13.*

1879. **Rabl, C.**, *Ueber die Entwickelung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. 5.*

1880. **Wolfson, W.**, *Die embryonale Entwickelung des Lymnaeus stagnalis. Bull. Ac. Imp. sc. St. Pétersbourg. T. 26.*

1881. **Blochmann, F.**, *Ueber die Entwickelung der Neritina fluviatilis Müll. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36.*

1882. **Haddon, A. C.**, *Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 22.*

*1882.* **Joyeux-Laffuie, J.,** *Organisation et développement de l'Oncidie (Oncidium celticum Cuv.). Arch. Zool. expér. T. 10.*
*1882.* **Sarasin, P. B.,** *Entwickelungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 6.*
*1883.* **Blochmann, F.,** *Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38.*
*1885.* **Patten, W.,** *The embryology of Patella. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 6.*
*1886.* **Boutan, L.,** *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. expér. (2). T. 3 bis.*
*1886.* **Mac Murrich, J. P.,** *A contribution to the embryology of the prosobranch Gasteropods. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Vol. 3.*
*1887.* **Salensky, W.,** *Études sur le développement du Vermet. Arch. de biol. T. 6.*
*1888.* **Rho, F.,** *Studii sullo sviluppo della Chromodoris elegans. Atti d. R. Accad. d. sc. fis. Napoli. (2). T. 1. App.*
*1888.* **Sarasin, P. und F.,** *Aus der Entwickelungsgeschichte der Helix Waltoni. Ergebn. nat. Forsch. Ceylon 1884—1886. Bd. 1. Wiesbaden.*
*1888.* **Schiemenz, P.,** *Zusammenfassende Darstellung der Beobachtungen von Eisig, Rouzaud, Jourdain, Brock, Klotz etc. über die Entwickelung der Genitalorgane der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. 7.*
*1891.* **Erlanger, R. v.,** *Zur Entwickelung von Paludina vivipara. I u. II. Morphol. Jahrb. Bd. 17.*
*1891.* **Knipowitsch, N.,** *Zur Entwickelungsgeschichte von Clione limacina. Biol. Centralbl. Bd. 11.*
*1891.* **Schmidt, F.,** *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwickelung des Nervensystems. Inaug.-Diss. Dorpat.*
*1892.* **Erlanger, R. v.,** *Mittheilungen über Bau und Entwickelung einiger marinen Prosobranchier. I. Ueber Capulus hungaricus. Zool. Anz. Jahrg. 15.*
*1892.* —, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Gastropoden. 1. Theil. Zur Entwickelung von Bythinia tentaculata. Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 10.*
*1893.* —, *Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung einiger marinen Prosobranchier. II. Ueber einige abnorme Erscheinungen in der Entwickelung der Cassidaria echinophora. Zool. Anz. Jahrg. 16.*
*1893.* —, *Bemerkungen zur Embryologie der Gasteropoden. 1. Theil. Ueber die sogenannten Urnieren der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. 13.*
*Zusammenfassung der Angaben über die Urnieren der Gastropoden bis zum Jahre 1893 und Litteraturverzeichniss.*
*2. Theil. Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894. (Bemerkungen zur Embryologie der Gastropoden. 2. vorl. Mittheilung.) Ausführlicher unter dem Titel: Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés, faites au laboratoire de Heidelberg. Arch. de biol. T. 14.*
*Ueber die Urnieren der Süsswasserpulmonaten.*
*1893.* **Heymons, R.,** *Zur Entwickelungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56.*
*1894.* **Crampton, H. E.,** *Reversal of cleavage in a sinistral Gastropod. Ann. New York Ac. sc. Vol. 8.*
*1894.* **Erlanger, R. v.,** *Zur Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. Bd. 22.*
*1894.* **Schmidt, F.,** *Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 7.*
*1895.* **Fujita, T.,** *Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zool. Magazine Tokyo. Vol. 7.*
*1895.* **Kofoid, C. A.,** *On the early development of Limax. Bull. Mus. comp. zool. Cambridge Vol. 27.*
*1895.* **Schmidt, F.,** *Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Stylommatophoren. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. 8.*
*1896.* **Crampton, H. E.,** *Experimental studies on Gasteropod development. With an appendix by E. B. Wilson. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 3.*
*1896.* **Fujita, T.,** *Notes of some experiments on Molluscan eggs. Zool. Magazine Tokyo. Vol. 8.*
*1896.* **Meisenheimer, J.,** *Entwickelungsgeschichte von Limax maximus L. 1. Theil. Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 2. Theil. Die Larvenperiode. Ibid. Bd. 63. 1898.*
*1896.* **Tönniges, C.,** *Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.*
*1897.* **Conklin, E. G.,** *The embryology of Crepidula. Journ. of Morphol. Vol. 13.*

*1897.* **Holmes, S. J.,** *Preliminary account of the cell lineage of Planorbis. Zool. Bulletin Vol. 1.*

*1897.* **Wierzejski, A.,** *Ueber die Entwickelung des Mesoderms bei Physa fontinalis L. Biol. Centralbl. Bd. 17.*

*1898.* **Erlanger, R. v.,** *Zusätze zu meiner Uebersicht: Die sogenannten Urnieren der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. 18.*
*Neuere Litteratur seit 1893.*

*1898.* **Mazzarelli, G.,** *Bemerkungen über die Analniere der freilebenden Larven der Opisthobranchier. Biol. Centralbl. Bd. 18.*
*Zusammenfassende Uebersicht der Controversen über Urnieren und definitive Niere bei Opisthobranchiern mit ausführlichem Litteraturverzeichniss.*

*1898.* **Robert, A.,** *Sur le développement des Troques. Compt. rend. Ac. sc. Paris. T. 127.*

*1898.* **Viguier, C.,** *Contribution à l'étude du développement de la Tethys fimbriata. Arch. Zool. expér. (3). T. 6.*

*1899.* **Boutan, L.,** *La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. Arch. Zool. expér. (3). T. 7.*
*Angaben über die Entwickelung von Acmaea.*

*1899.* **Holmes, S. J.,** *Reversal of cleavage in Ancylus. Americ. Naturalist. Vol. 33.*

*1899.* **Meisenheimer, J.,** *Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65.*
*Vorl. Mittheilung über die Urniere der Süsswasserpulmonaten, in: Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 8. Jahresvers. zu Heidelberg 1898.*

*1899.* **Nekrassow, A.,** *Einige Bemerkungen über das Entstehen der Urniere bei Limnaea. Zool. Anz. Jahrg. 22.*

*1899.* **Pelseneer, P.,** *Sur la condensation embryogénique chez un Nudibranche (Cenia Cocksi). Proc. 4. internat. Congr. Zool. Cambridge. Ausführlich in Miscellanées biologiques dédiées au prof. A. Giard (Travaux de la station de Wimereux).*

*1899.* **Sarasin, P. und F.,** *Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. Bd. 2. Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden.*
*Enthält Angaben über die Entwickelung der Vaginuliden.*

*1899.* **Tönniges, C.,** *Zur Organbildung von Paludina vivipara mit besonderer Berücksichtigung des Pericardiums, des Herzens und der Niere. Sitzungsber. Ges. Bef. d. ges. Naturw. Marburg.*

c) Scaphopoda.

*1856.* **Lacaze-Duthiers, H. de,** *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. scienc. nat., Zool. (4). T. 6—8. 1856—1858.*

*1883.* **Kowalevsky, A.,** *Étude sur l'embryogénie du Dentale. Ann. Mus. hist. nat. Marseille. Zool. T. 1.*

d) Lamellibranchia.

*1875.* **Flemming, W.,** *Studien in der Entwickelungsgeschichte der Najaden. Sitzber. K. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. Bd. 71.*

*1876.* **Rabl, C.,** *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10.*

*1879.* **Lovén, S.,** *Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Mollusca acephala lamellibranchiata. Stockholm. Uebersetz. einer 1848 erschienenen Arbeit.*

*1880.* **Brooks, W. K.,** *The development of the american Oyster (Ostrea virginiana). Stud. biol. lab. Johns Hopkins Univ. Vol. 1.*

*1880.* **Hatschek, B.,** *Ueber Entwickelungsgeschichte von Teredo. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 3.*

*1882.* **Horst, R.,** *On the development of the european Oyster (Ostrea edulis L.). Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 22.*

*1884.* —, *Embryogénie de l'huitre. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. Suppl. Deel 1.*

*1885.* **Schmidt, F.,** *Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwickelung der Najaden. Arch. f. Naturg. Jahrg. 51.*

*1885.* **Ziegler, H. E.,** *Die Entwickelung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41.*

*1888.* **Schierholz, C.,** *Ueber Entwickelung der Unioniden. Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. Bd. 55.*

*1891.* **Götte, A.,** *Bemerkungen über die Embryonalentwickelung der Anodonta piscinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52.*

*1891.* **Jhering, H. v.,** *Anodonta und Glabaris. Zool. Anz. Jhrg. 14.*

*1891.* **Korschelt, E.,** *Ueber die Entwickelung von Dreissena polymorpha. Sitzber. Ges. natf. Fr. Berlin.*

*1893.* **Stauffacher, H.**, *Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea L. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 28.*

*1895.* **Faussek, V.**, *Ueber den Parasitismus der Anodontalarven in der Fischhaut. Biol. Centralbl. Bd. 15.*

*1895.* **Lillie, F. R.**, *The embryology of the Unionidae. A study in cell-lineage. Journ. of Morphol. Vol. 10.*

*1895.* **Sigerfoos, C. P.**, *The Pholadidae. Note on the early stages of development. Johns Hopkins Univ. Circul. Vol. 14.*

*The Pholadidae II. ibid. Vol. 15. 1896. Auch Ann. Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 16 and 18.*

*1897.* **Stauffacher, H.**, *Die Urniere bei Cyclas cornea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63.*

*1899.* **Drew, G. A.**, *Some observations on the habits, anatomy and embryology of members of the Protobranchia. Anat. Anz. Bd. 15.*

*1899.* **Drew, G. A.**, *Yoldia limatula. Mem. biol. labor. Johns Hopkins Univ. Vol. 4.*

*1899.* **Meisenheimer, J.**, *Entwickelungsgeschichte von Dreissensia polymorpha Pall. I. Bis zur Ausbildung der jungen Trochophoralarve. Habilit.-Schrift Marburg.*

e) Cephalopoda.

*1844.* **Kölliker, A.**, *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.*

*1874.* **Grenacher, H.**, *Zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der höheren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24.*

*1875.* **Lankester, E. Ray**, *Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 15.*

*1877.* **Bobretzky, N.**, *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. (Russisch.) Nachr. d. Ges. d. Freunde d. Naturw. Moskau. Bd. 24.*

*1880.* **Brooks, W. K.**, *The development of the Squid (Loligo Pealii Lesueur). Annivers. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Boston.*

*1881.* **Ussow, M.**, *Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. Arch. de biol. T. 2.*

*1888.* **Vialleton, L.**, *Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. Ann. scienc. nat., Zool. (7). T. 6.*

*1888.* **Watase, S.**, *Observations on the development of Cephalopods: Homology of the germ layers. Stud. biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. 4.*

*1891.* —, *Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the ovum. Journ. of Morph. Vol. 4.*

*1892.* **Korschelt, E.**, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Festschr. f. R. Leuckart.*

*Auszug unter dem Titel: Ueber die Differenzirung der Keimblätter bei den Cephalopoden mit Rücksicht auf die Bildung des Darmkanals und Nervensystems. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 2. Jahresvers. zu Berlin.*

*Siehe auch Korschelt und Heider, Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgesch.*

*1893.* **Faussek, V.**, *Ueber den sogenannten „Weissen Körper", sowie über die embryonale Entwickelung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. Mém. Ac. imp. St. Pétersbourg. (7). T. 41.*

*1894.* **Klaatsch, H.**, *Zur Kenntniss der Betheiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skeletbildungen. Verh. d. Anat. Ges. 8. Vers. in Strassburg.*

*1897.* **Faussek, V.**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Trav. soc. imp. St. Pétersbourg. Vol. 28. (Russisch.)*

*Vorl. Mittheilung im Zool. Anz. Jahrg. 19. 1896.*

*Enthält auch wichtige Angaben über die Cölomentwickelung bei Cephalopoden.*

*1897.* **Willey, A.**, *The embryology of Nautilus macromphalus. Nature. Vol. 55, oder The oviposition of Nautilus macromphalus. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 60.*

— — — —

*Man berücksichtige auch, besonders für die Litteratur über die Entwickelung der einzelnen Organe, die vorangehenden Theile des Litteraturverzeichnisses.*

Verweisungen auf Angaben im Text und auf Figuren, die sich auf solche Molluskenformen beziehen, welche **bei praktischen Kursen in den zoologischen Laboratorien** am häufigsten zur Untersuchung gelangen.

### A. Chiton.

**Systematische Stellung** p. 2.
**Aeussere Organisation** p. 36. Fig. 1 p. 2. Fig. 52 p. 36. Fig. 138 p. 131.
**Haut, Mantel** p. 47. Fig. 64—67 p. 48—50.
**Schale** p. 47 und 77. Fig. 1 p. 2. Fig. 63 p. 47. Fig. 65 p. 48.
**Pallialer Organcomplex** p. 36 und 104. Fig. 52 p. 36. Fig. 66 p. 49. Fig. 138 p. 131. Fig. 293 p. 317.
**Respirationsorgane** p. 129. Fig. 135 A p. 128. Fig. 136—138 p. 130 und 131. Fig. 293 p. 317.
**Kopf** p. 36. Fig. 52 p. 36. Fig. 272 p. 290.
**Fuss** p. 36, 165 (Fussdrüse p. 408). Fig. 52 p. 36. Fig. 66 p. 49. Fig. 293 p. 317.
**Musculatur** p. 185. Fig. 184 p. 186. Fig. 293 p. 317.
**Nervensystem** p. 197—201. Fig. 66 p. 49. Fig. 192 p. 199. Fig. 193 p. 200. Fig. 272 p. 290.
**Sinnesorgane:** a) Geruchsorgane p. 257. b) Subradularorgan p. 259. Fig. 272 p. 290. c) Aestheten p. 259. Fig. 244 und 245 p. 260 und 261. d) Schalenaugen p. 260. Fig. 245 p. 261. e) Kopfaugen p. 273. Fig. 363 L p. 406.
**Darmkanal** p. 275: a) Mundhöhle, Schnauze p. 277. Fig. 272 p. 290. b) Pharynx p. 282 und 289 (Radulaformel p. 2). Fig. 272 p. 290. c) Oesophagus p. 296. Fig. 272 p. 290. Fig. 282 p. 302. d) Mitteldarm p. 299 und 301. Fig. 272 p. 290. Fig. 282 p. 302. e) Enddarm p. 310. Fig. 282 p. 302.
**Circulationssystem** p. 313 und 316. Fig. 66 p. 49. Fig. 272 p. 290. Fig. 292 A p. 315. Fig. 293 p. 317.
**Leibeshöhle** p. 337 und 339. Fig. 309 p. 339.
**Nephridien** p. 344 und 347. Fig. 293 p. 317. Fig. 317 p. 347.
**Geschlechtsorgane** p. 362 und 365. Fig. 317 p. 347. Fig. 328 p. 366.
**Ontogenie** p. 405-409. Fig. 363 p. 406.
**Litteratur** p. 458.

### B. Helix.

**Systematische Stellung** p. 16.
**Aeussere Organisation** p. 37 und 38. Fig. 26 A p. 17. Fig. 122 p. 113. Fig. 165 p. 161.
**Haut, Mantel, Eingeweidesack** p. 46, 51, 52, 54. Fig. 26 A p. 17. Fig. 55 p. 39. Fig. 62 p. 46. Fig. 122 p. 113. Fig. 161 p. 152.
**Schale** p. 54, 77, 81, 84, 245. Fig. 26 A p. 17. Fig. 88 p. 78. Fig. 89—91 p. 82. Fig. 122 p. 113. Fig. 188 p. 191. Fig. 240 p. 246.
**Pallialer Organcomplex** p. 38, 54, 113, 151. Fig. 55 p. 39. Fig. 122 p. 113. Fig. 123 p. 115. Fig. 161 und 162 p. 152. Fig. 341 p. 384.
**Respirationsorgane** p. 39, 114, 151. Fig. 55 p. 39. Fig. 161 und 162 p. 152. Fig. 341 p. 384.
**Kopf** p. 157, 160. Fig 26 A p. 17. Fig. 122 p. 113. Fig. 165 p. 161.
**Fuss** p. 164, 172. Fig. 26 A p. 17. Fig. 122 p. 113. Fig. 267 p. 285 (Fussdrüse).
**Wasseraufnahme** p. 184.

## C. Anodonta oder Unio.



## D. Sepia.

## Anhang.

# Rhodope Veranii.

Der Körper dieses kleinen, bis 4 mm langen Thierchens ist gestreckt spindelförmig, äusserlich bilateral-symmetrisch. Das Körperepithel ist überall bewimpert. Zwischen den Wimperzellen finden sich, ausgenommen in der Gegend des Mundes, Drüsenzellen. Es existirt ein Hautmuskelschlauch, der allerdings sehr schwach ausgebildet ist und sich aus einer äusseren Schicht circulär verlaufender und einer inneren Schicht longitudinaler Fasern zusammensetzt. Unter dem Hautmuskelschlauch treten zahlreiche grössere Hautdrüsen auf, von denen besonders 2 mächtige traubige Complexe am Vorderende auffallen. Sie münden dicht unter der Mundöffnung aus und wurden früher für die Speicheldrüsen gehalten. Stark entwickelte Drüsen zeigen sich auch am Hinterende. Nach innen vom Hautmuskelschlauch, dem Bindegewebe (Mesenchym) eingebettet, finden sich sodann zahlreiche, unregelmässig geformte Kalkkörperchen.

Darmkanal. Der Mund liegt am Vorderende und führt in eine erweiterte Mund- oder Schlundhöhle, in welche in einiger Entfernung von der Mundöffnung 2 tubulöse Speicheldrüsen münden. Eine Radula und Kiefer fehlen. Ein verengter Abschnitt, der Oesophagus, setzt die Schlundhöhle mit dem schlauchförmigen, den Körper der Länge nach durchziehenden Mitteldarm in Verbindung. Dieser Mitteldarm, welcher eine gut entwickelte Muskelwand besitzt, setzt sich vorn, über der Einmündungsstelle des Oesophagus, in ein über das Gehirn nach vorn verlaufendes Divertikel fort. Eine gesonderte Verdauungsdrüse fehlt. Am Anfang der hinteren Körperhälfte geht von der rechten Seite des Mitteldarmes ein kurzer und dünner, bewimperter Enddarm ab, der rechtsseitig mit dem After nach aussen mündet.

Das Nervensystem besteht aus einer dorsal vom Schlunde liegenden, supraösophagealen Ganglienmasse und einem unter dem Schlunde, häufig etwas asymmetrisch links liegenden subösophagealen Ganglion. An dem supraösophagealen Complexe lassen sich 3 Ganglienpaare unterscheiden, die in der jüngsten Studie über Rhodope nach den Innervationsgebieten als Cerebrovisceral-, Pedal- und Buccalganglien bezeichnet werden. Die Cerebrovisceralganglien, welche die beiden anderen Ganglienpaare überlagern, lassen an der dorsalen Fläche eine bald mehr, bald weniger deutliche Querfurche erkennen. Die Buccalganglien liegen vor den Pedalganglien, welche sich bereits seitlich vom Vorderdarm finden und durch eine unter demselben durchziehende Commissur verbunden werden. In dieser sind auch Fasern nachzuweisen, die von den Cerebrovisceralganglien stammen und vielleicht als Subcerebralcommissur gedeutet werden dürfen. Hinter der Pedalcommissur tritt noch ein zweiter unter dem Darm durchziehender

Faserstrang auf, der die hinteren Partien der beiden Pedalganglien verbindet (Parapedalcommissur?). Die Cerebrovisceralganglien sind unter sich durch eine Quercommissur, mit den Pedalganglien durch 2 Connective verbunden. Die Buccalganglien sind den anderen dicht angelagert, Commissuren und Connective, die zu ihnen führen, sind nicht nachweisbar.

Das Suböosophagealganglion steht mit dem hinteren Abschnitte der Cerebrovisceralganglien durch 2 den Oesophagus umgreifende Connective in Verbindung. Diese letzteren sammt dem subösophagealen Ganglion werden den Visceralconnectiven resp. der Visceralcommissur der Nudibranchier nebst eingelagertem Ganglion verglichen. Von dem supraösophagealen Complexe entspringen 7 Nervenpaare, von dem Subösophagealganglion nur eines, dem aber Fasern beigemengt sind, die aus der hinteren Hälfte der Cerebrovisceralganglien kommen. Diesen letzteren liegt jederseits seitlich ein Auge an und unter und hinter diesem je eine Otocyste mit wimpernder innerer Auskleidung und mit einem Otolithen.

Geschlechtsorgane. Rhodope ist hermaphroditisch. Die Gonaden bestehen aus etwa 20 auf der Bauchseite der hinteren zwei Körperdrittel liegenden Follikeln, von denen die vorderen Eier, die hinteren Spermatozoen bilden. Die Ausführungsgänge aller Follikel verbinden sich zu einem gemeinsamen Gange; es stellen also die Gonadenfollikel in ihrer Gesammtheit eine Zwitterdrüse, der gemeinsame Gang einen Zwittergang dar. Der Zwittergang geht über in den sog. Genitalgang (Spermoviduct), der keine deutliche Trennung in einen männlichen und einen weiblichen Abschnitt erkennen lässt. In ihn öffnet sich eine mehrlappige Eiweiss- oder Nidamentaldrüse. Der Genitalgang erweitert sich zu einem blasenförmigen Theil (Penisscheide), an dessen hinterer Wand ein solider, conischer Zapfen (Penis) vorspringt. Die Penisscheide öffnet sich in ein Atrium genitale, das zu der einzigen, hermaphroditischen Geschlechtsöffnung führt, die rechts vorn am Körper, vor der Nierenöffnung und dem Anus liegt.

Ein gesondertes Blutgefässsystem wurde nicht beobachtet, ebenso fehlt auch ein Pericard oder irgend ein anderer Abschnitt, der als secundäre Leibeshöhle gedeutet werden könnte. Die Räume zwischen den einzelnen Organen (primäre Leibeshöhle) sind erfüllt von perivisceraler Flüssigkeit und einem mesenchymatösen Gewebe, das aus freien Zellen (Blutkörperchen), einem faserigen Gerüstwerk mit stern- oder spindelförmigen Zellen und einem die Organe überziehenden Pseudoepithel besteht.

Besondere Athmungsorgane fehlen.

Das Nephridialsystem. Die äussere Nephridialöffnung liegt rechts am Körper, vor dem After, zwischen diesem und der Geschlechtsöffnung. Sie führt in einen bewimperten Ureter, in den 2 excretorische Längskanäle einmünden. Der eine von diesen zieht nach vorn und biegt dann nach der linken Körperseite um, wo er in der Höhe der äusseren Nierenöffnung blind endigt; er besitzt also eine hufeisenförmige Gestalt; der andere Excretionskanal wendet sich nach hinten und verläuft auf der dorsalen Seite bis in die Nähe des hinteren Körperendes. Diesen Kanälen sitzen etwa 40 kleine, flaschenförmige Organe, welche ganz an die Excretionswimperzellen der Plathelminthen

erinnern, direct auf. Am Boden einer jeden Flasche, deren Hals in die Nierenkammer mündet, erhebt sich nämlich eine Wimperflamme. Dennoch ist keine vollkommene Uebereinstimmung vorhanden, da am Aufbau der Wandungen dieser Wimperorgane bei Rhodope eine ganze Reihe von Zellen betheiligt sind und sehr wahrscheinlich auch die Wimperflamme von mehreren Zellen getragen wird. Die Wimperorgane sind auch auf die rechte Körperseite beschränkt. Ausser ihnen finden sich an den excretorischen Kanälen Aussackungen von ähnlicher Gestalt, doch ohne Wimperflamme. Im mesenchymatösen Gewebe des Körpers, grösstentheils dicht unter dem Hautmuskelschlauch, tritt ein stark verästeltes und netzartig verzweigtes System von Röhrchen auf, das an verschiedenen Stellen mit dem Nephridialsystem in Communication treten soll.

Die Entwickelung ist eine directe. Auf keinem Stadium findet sich irgend eine Andeutung einer Schalendrüse oder einer Schale oder eines Fusses.

Systematische Stellung. Rhodope wird von den einen Forschern zu den Turbellarien (in die Nähe der Rhabdocölen), von den anderen zu den Mollusken (in die Nähe der Nudibranchier) gestellt, während dritte geneigt sind, in ihr eine Zwischenform zwischen diesen beiden Abtheilungen zu erblicken.

Es scheint uns nun, dass nur ein einziger Punkt angeführt werden kann, welcher für eine Verwandtschaft mit den Turbellarien spricht, nämlich das Vorhandensein der wimpernden Excretionszellen im Nephridialsystem. Aber auch in dieser Beziehung herrscht keine vollkommene Uebereinstimmung, wie dies gerade durch die jüngste Untersuchung an Rhodope dargethan und oben auch genügend hervorgehoben wurde. Eine Ableitung des Nephridialsystems von Rhodope von demjenigen der Nudibranchier erscheint bei Berücksichtigung der Lage und des Baues im Allgemeinen, sowie der Stellung der Nephridialöffnung rechts am Körper viel plausibler als eine Ableitung vom Wassergefässsystem der Plathelminthen. Das Vorhandensein eines Enddarmes und Afters, die Gliederung des Nervensystems, das Auftreten einer Zwitterdrüse sprechen sehr gegen die Verwandtschaft mit den Turbellarien. Der ganze Geschlechtsapparat von Rhodope ist viel mehr nach dem Typus desjenigen der Nudibranchier als nach demjenigen der Turbellarien gebaut.

Gegen die Verwandtschaft mit den Mollusken sprechen gewiss auch schwerwiegende Bedenken: vor allem das Fehlen des Herzens und das vollständige Fehlen der Schale und des Fusses, selbst beim Embryo. Die Frage ist die, ob man es für möglich hält, dass ein Mollusk, welches den Fuss, die Kiemen, die Schale u. s. w. eingebüsst hat (und solche Formen giebt es, vergl. Phyllirhoë), sich auch noch unter Einbusse des Herzens so weit von der typischen Molluskenorganisation entfernen konnte, dass diese Organe selbst nicht einmal mehr in der Entwickelung vorübergehend auftreten (man vergleiche auch das p. 426 über die Entwickelung von Cenia Gesagte). Hält man dies für möglich, so wird man in der Asymmetrie von Rhodope, zumal in der besonderen Lage der Geschlechts-, Nephridial- und Afteröffnung auf der rechten Körperseite, welche ganz mit derjenigen der Nudibranchier übereinstimmt, ein ausserordentlich bedeutungsvolles Moment erblicken, welches schwer zu Gunsten der Molluskenverwandtschaft in die Wagschale fällt.

Dass Rhodope eine vermittelnde Stellung zwischen Turbellarien und Mollusken einnehme, daran ist wohl nicht im Ernste zu denken; denn heute ist überzeugend dargethan, dass die Mollusken einheitlichen Ursprungs sind, und dass ihre Stammformen nie und nimmer durch solche asymmetrische, den Nudibranchiern ähnliche Gestalten repräsentirt werden. Wenn Rhodope ein Mollusk ist, kann es nur eine sehr stark specialisirte, aber keine ursprüngliche Form sein.

## Litteratur.

**Böhmig, L.,** *Zur feineren Anatomie von Rhodope Veranii Koelliker. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56. 1893.*

**Graff, L. v.,** *Ueber Rhodope Veranii Koell. (= Sidonia elegans M. Schultze). Morphol. Jahrb. Bd. 8. 1883.*

**Koelliker, A.,** *Rhodope, nuovo genere di Gasteropodi. Giornale dell' Istituto R. Lombardo di scienze. T. 16. Milano 1847.*

**Trinchese, S.,** *Nuove osservazioni sulla Rhodope Veranii (Koell.). Rendic. Acc. d. sc. Napoli. (2) Vol. 1. 1887.*

---

Abgeschlossen am 31. December 1899.

# Figurenverzeichniss.

# Index.

(Was sich unter dem Gattungsnamen nicht findet, suche man unter dem Familiennamen und umgekehrt.)

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2074





